А К А Д Е М И Я   Н А У К   С С С Р

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 56

9

СЕНТЯБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1971

Адрес редакции Ботанического журнала: 199164, Ленинград, Менделеевская лин., д. 1, Ленинградское отделение издательства «Наука»

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. М. Гельфер* и *Р. Г. Гершинская*

Сдано в набор 10/VI 1971 г. Подписано к печати 3/IX 1971 г. Формат бумаги 70×108 1/16. Печ. л. 10+4 вкл. (1/2 п. л.) = 14.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16.13. Тип. зак. 348. М-08268. Тираж 2565.

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, 9 лин., д. 12

УДК 577.480 : 581.5

В. Д. Александрова

ОБ ОБЪЕКТАХ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ

С 4 рисунками

V. D. ALEKSANDROVA. ON THE OBJECTS OF BIOGEOCOENOLOGY

Обсуждается разграничение биогеоценологии от других наук, изучающих внешние оболочки Земли (геосферы): физической географии (ландшафтоведения, общего землеведения), биогеохимии, физики ландшафта, биоценологии, фитоценологии и др. Рассматриваются объекты биогеоценологии: биогеоценотическая оболочка Земли (фитогеосфера, витасфера) и ее подразделения — экосистемы и биогеохоры; элементарной биогеохорой является биогеоценоз в смысле В. Н. Сукачева. Критикуется способ построения Е. Одумом модели потока энергии через экосистему: в такой модели не отражается роль почвы как особого аккумулятора энергии. Предлагается модель биогеоценоза, где почва показана как специализированный резервуар энергии.

В системе наук, изучающих проявления жизни во внешних оболочках Земли, в 30-е и 40-е годы начала оформляться особая дисциплина, рассматриваемая за рубежом как раздел экологии (Odum, 1959, 1966, и др.) и получившая в СССР название биогеоценологии; объектом ее являются биокосные природные системы биосферы. У истоков этой науки стоят четыре имени ее основателей. Первый из них — Тенсли (Tansley, 1935 и др.), который выдвинул и обосновал понятие экосистемы, определив ее как «относительно устойчивую систему динамического равновесия, в которой организмы и неорганические факторы являются полноправными компонентами» (1935 : 306). Второй — В. Н. Сукачев (1940, 1942, 1945 и др.), который создал учение о биогеоценозах. Третий — Линдеман (Lindeman, 1942), впервые применивший методически разработанный энергетический подход для изучения экосистем путем количественного учета потока энергии по трофическим уровням. Четвертый — Е. М. Лавренко (1945, 1948, 1949 и др.), сформулировавший представление о фитогеосфере как об особой сфере в системе внешних оболочек Земли.

Фитогеосфера может рассматриваться как синоним экосферы Коула (Cole, 1958), биогеносферы И. М. Забелина (1963); близким понятием является эпигенема Р. И. Аболина (1914). Впоследствии этот слой был назван В. Н. Сукачевым биогеоценотическим покровом Земли (1964 : 31), а Н. В. Дылисом — биогеосферой (1964 : 487, 1969); А. Н. Тюрюканов и В. Д. Александрова (1969) предложили для него термин витасфера. По Лавренко (1949, 1964 и др.), на суше в объем биогеоценотической оболочки Земли (фитогеосферы), кроме биоценозов, входят также нижний слой тропосферы и почва с подпочвой — место средоточия корневых систем растений и микроорганизмов, а также почвенных животных. Если мощность биосферы по В. И. Вернадскому (1926, 1965 и др.) [1] как в области суши, так и в области

[1] Как известно, по В. И. Вернадскому, биосфера есть не только тот слой, который населен живущими ныне организмами, но вся геосфера, которая коренным и необратимым образом изменена под влиянием живых существ в течение длительных геологических эпох. Поэтому биосфера охватывает тропосферу, субстра-

океанов достигает десятков километров, то мощность биогеоценотической оболочки на суше измеряется метрами или десятками метров, а иногда и дециметрами (в крайних условиях существования доходя даже до сантиметров); в морях и океанах мощность ее больше чем на суше. Это — «область концентрации жизни», по выражению Вернадского, область наибольшего скопления живых существ, тесно взаимодействующих друг с другом. Вообще же жизнь рассеяна почти по всему объему биосферы («всюдность жизни» по Вернадскому): споры поднимаются воздушными потоками на высоту до 12 км над ур. м., бактериальная жизнь зафиксирована на дне глубоководных впадин; довольно глубоко в недра литосферы проникают хемотрофные бактерии.

Биогеоценотическая оболочка Земли входит в состав более крупного образования — ландшафтной сферы Земли, или географической оболочки. Соотношение между этими двумя геосферами важно определить, чтобы уточнить размежевание биогеоценологии от смежных с нею разделов физической географии. Как пишет Д. Л. Арманд, «Предметом физической географии является географическая оболочка, или ... ландшафтная сфера. ... Верхней границей ландшафтной сферы ... является тропопауза — поверхность соприкосновения тропосферы со стратосферой... Тропопауза лежит на высоте от 9 км над уровнем океана (близ полюсов) до 17 км (у экватора). За нижнюю границу ландшафтной сферы принимается внутренняя граница земной коры, так называемый предел Мохоровичича. Выше него происходят процессы перемешивания земной толщи в ходе горообразования, циркулируют ювенильные (происходящие из глубинных пород) воды, образуются местные очаги расплавов, дающие начало большей части вулканов, и очаги местных землетрясений. Раздел Мохоровичича — пластичная зона, в ней вещество земли пребывает в вязком состоянии и гасятся внешние возмущения, за исключением продольных волн землетрясений. Предел Мохоровичича находится на глубинах от 3 км (под океанами) до 77 км (под горами)» (Арманд, 1968 : 710). Объем ландшафтной сферы, или географической оболочки, как мы видим, отличается от объема биосферы в смысле Вернадского, поскольку он захватывает такие глубинные толщи земной коры, близкие к разделу Мохоровичича, куда не проникала жизнь и которые находятся вне влияния атмосферы и биогенных по своему составу вод атмосферных осадков и мирового океана; вместе с тем в биосферу входит не только тропосфера, но и субстратосфера, состав которой несет в себе следы тех преобразований газовой оболочки нашей планеты, которые совершались под влиянием жизни в течение миллиардов лет.

Отметим, что в пределах биогеоценотической оболочки естественно выделяются еще по крайней мере два уровня геосфер. Во-первых — «живой покров Земли» (Беклемишев, 1964), само «живое вещество», образующее «пленку жизни» (Вернадский, 1926) на поверхности планеты, заключенное во множестве разнообразных живых существ; Лавренко (1964) предложил, использовав словообразование, примененное Г. Н. Высоцким (1925), называть этот слой биостромой (термин этот вошел в литературу, см., например, Завадский, 1966). Во-вторых — почвенный покров планеты, ее педосфера, или «гумусовая оболочка» (Ковда, 1970).[1] Однако эти подуровни биогеоценотического покрова в значительной мере пространственно совмещаются.

Ландшафтная сфера Земли служит предметом физической географии, ее разделов — общего землеведения и ландшафтоведения. Биострома, состоящая из живых организмов, представляет специфический объект наук биологических, к которым относится и комплекс ботанических наук, изу-

---

тосферу, гидросферу и ту часть литосферы, которая сложена осадочными породами, а также те слои изверженных пород, которые находятся под влиянием биогенных (по их составу) атмосферы и вод. Толщина биосферы составляет, по Вернадскому, около 40 км.

[1] Может быть еще выделена фитосфера (Сочава, 1944 : 10), или фитострома (Высоцкий, 1925; Лавренко, 1964 : 32), — растительный покров Земли.

чающих растительный компонент биостромы; гумусовая оболочка, или педосфера, — предмет почвоведения. Биогеоценотическая оболочка (фитогеосфера, витасфера) является объектом особой научной дисциплины — биогеоценологии.[1]

В формировании любой науки большую роль играет выделение элементарных явлений в той или иной области исследований (Тимофеев-Ресовский, 1961, и др.). Одной из кардинальных методологических задач биогеоценологии поэтому будет вычленение в биогеоценотической оболочке, одевающей земной шар, элементарных явлений, далее неделимых в пределах рассматриваемого уровня.

В настоящее время при изучении биогеоценотических объектов наука оперирует единицами двух родов: экосистемами и биогеоценозами.

Тенсли, выдвинув в 1935 г. понятие экосистемы, счел необходимым выделить в качестве системы (к которой он применял термин «квазиорганизм», см. Tansley, 1935 : 292 и др.) не биом (т. е. биоценоз), как это делал Клементс (называвший биом организмом), а биокосное единство живых организмов с тесно взаимодействующими с ними элементами неживой среды. Тенсли считал тем самым, что экосистема является более целостным образованием, чем биоценоз. Это было недавно подчеркнуто В. И. Василевичем и В. С. Ипатовым (1967); это же вытекает из анализа обратных связей, регулирующих состав фитоценоза и экосистемы в целом (Александрова, 1961).

Важным моментом для развития понятия экосистемы в том виде, в каком его применяет современная наука, была опубликованная в 1942 г. статья молодого талантливого исследователя Раймонда Линдемана (Lindeman, 1942). В этой работе, которая называлась «Трофико-динамический аспект экологии», Линдеман впервые применил методически разработанный энергетический подход для изучения пищевых цепей по трофическим уровням. Разработкой этого направления вскоре занялись главным образом гидробиологи, как зарубежные (Odum H. a. E. Odum, 1955; Riley, 1956; Odum H., 1957; Teal, 1957; Odum E., 1959, 1966, и др.), так и наши, отечественные (Винберг, 1960, 1967, и др.), а затем и экологи, изучающие сухопутные экосистемы (Ovington a. Heitkamp, 1960; Ovington, 1961, 1966; Odum E., 1966; Golley, 1968, и др.). В центре внимания этих работ стоит количественное изучение притока энергии в экосистему, ее поток по трофическим уровням, выход энергии в среду биоценоза, общий энергетический баланс и круговорот веществ в экосистеме. Типичный пример результатов таких работ представлен в виде схемы на рис. 1. Достижения этих исследований хорошо отражены в книгах Одума (Odum E., 1959, 1966), в известных работах Биллингса (Billings, 1965) и Дювиньо (Duvigneaud et Tanghe, 1967), в сводке Филлипсона (Fillipson, 1966), в обзорной статье Н. В. Дылиса (1967).

Другой подход к выделению элементарных явлений в пределах витасферы был осуществлен В. Н. Сукачевым, обосновавшим понятие биогеоценоза (Сукачев, 1940, 1942, 1945 и др.). Понятие «биогеоценоз» сформировалось из понятия «тип леса» русских лесотипологов конца прошлого и начала нынешнего столетия. Предшественниками его были микрокосм Форбеса (Forbes, 1887), эпиморфа Р. И. Аболина (1914), элементарный ландшафт Б. Б. Полынова (1925), голоцен Фридерикса (Friederichs, 1930), эпифация Л. Г. Раменского (1938) и некоторые другие.

Биогеоценоз, как его определил Сукачев (1945, 1964 и др.), является элементарной хорологической единицей биогеоценотической оболочки.

---

[1] Можно говорить еще об одном уровне в системе геосфер, а именно о ноосфере (от греческого νοος — разум). Это понятие было введено в 1927 г. Ле Руа (Le Roy, 1927), затем развито Вернадским (1944) и Тейер де Шарденом (Teilhard de Shardin, 1959, и др.). Оно вошло в обиход науки (см. Бяллович, 1970, и др.). А. Н. Тюрюканов высказал мысль, что ныне в связи с космическими полетами ноосфера вышла за пределы собственно земных оболочек (Тюрюканов и Александрова, 1969 : 23).

площадь которой определяется площадью фитоценоза. Но биогеоценозы можно объединять в хорологические выделы более крупного ранга, близкие по своему содержанию к георастительным системам или водосборным бассейнам в смысле И. А. Титова (1952, 1970 и др.), в пределах которых смежные биогеоценозы связываются между собой потоками вещества и энергии. Каналами, по которым движутся эти потоки, являются: 1) пищевые цепи — агентами служат подвижные животные-консументы (травоядные и хищники разного ранга) и 2) сток жидкий и твердый. Через сток происходят миграции неорганических и органических веществ; в число последних входят опад растений, трупы и экскременты животных, продукты их разложения и т. д., а также и живые существа, перемещаемые агентами стока. Живые организмы и их зачатки (семена, споры, выводковые почки и пр., а также пыльца) обра-

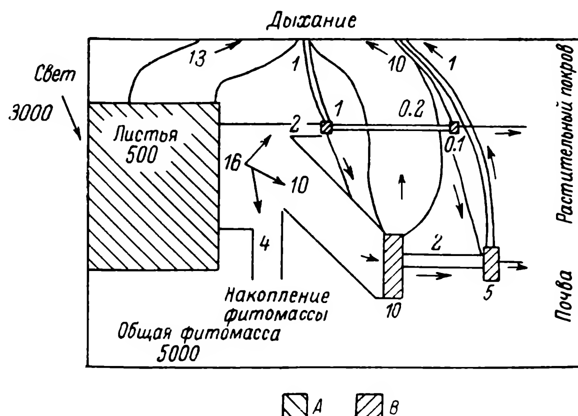


Рис. 1. Поток энергии в лесной экосистеме (Odum, 1966 : 43).

А — биомасса автотрофных организмов, *В* — биомасса гетеротрофных организмов. *Цифры на графике*: запас биомассы — ккал/м², поток энергии — ккал/м²/день.

зуют часть стока, которая может быть выделена как биологический сток. В хорологические единицы более крупного ранга могут объединяться и смежные биогеоценозы, представляющие собой стадии одной серии.

Для такого рода хорологических единиц разного ранга можно предложить термин «биогеохора» (его синонимом является термин «биохора», предложенный Пальманом — Pallmann, 1947, и употребляемый Шмитхюзеном — Шмитхюзен, 1966 : 151; Schmithüsen, 1968 : 235). Термин «биогеохора» имеет то преимущество, что он не является совершенно новым, что важно, поскольку «терминологический хаос» со времен Гамса (Gams, 1918 : 420) не уменьшается, а возрастает. Термин «биогеохора» может быть поставлен в один ряд с группой уже имеющихся терминов, сходно построенных. Так, термин «геохора» как хорологическая единица ландшафтной оболочки уже имеет распространение: его употребляли В. И. Вернадский (1926), Ю. П. Бяллович (1947), В. Б. Сочава (1968, 1970а, б и др.). К этой же группе терминов может относиться и термин «фитоценохора» (Сочава, 1968) для обозначения фитоценотических хорологических единиц (территориальных, топографических, см. Gams, 1918 : 421; Раменский, 1924 : 3; Исаченко, 1966, 1969; Александрова, 1969 : 27—28). К нему близок термин «фитохора», предложенный Б. Н. Нориным (1970). В табл. 1 показана система хорологических единиц для различных геосфер.

Элементарной биогеохорой является биогеоценоз, как его определил В. Н. Сукачев. Биогеохоры более крупного ранга будут совпадать либо с комбинациями растительности в смысле Т. И. Исаченко (1966, 1969 и др.), либо с ландшафтными подразделениями разного масштаба — фациями, урочищами, ландшафтами и т. д., либо иметь свои особые гра-

ТАБЛИЦА 1

Хорологические единицы различных геосфер

Геосфера	Хорологические единицы
Ландшафтная сфера (географическая оболочка)	**Геохоры:** фация, урочище, ландшафт и др.
Биогеоценотическая оболочка (фитогеосфера, биогеосфера, витасфера)	**Биогеохоры:** биогеоценоз (элементарная биогеохора), мезобиогеохора, макробиогеохора и др.
Фитострома (фитосфера)	**Фитоценохоры:** фитоценоз (по Гамсу и Сукачеву), комбинации фитоценозов (по Исаченко) и др.

ницы, так как критерий для их объединения несколько иной: при выделении биогеохор на первом плане стоит биолого-биогеохимический аспект, при выделении же ландшафтных единиц большая роль придается и абиогенным, собственно геоморфологическим компонентам, в том числе тектоническим явлениям и т. д. Кроме того, мощность ландшафтных единиц больше мощности биогеохорологических единиц, встречаются, хотя и крайне редко, ландшафты, лишенные жизни и не имеющие в своем составе биогеоценотического компонента (действующие вулканы, лавовые озера, стерильные участки льдов в Арктике, Антарктике и высокогорьях и т. п.); энергетика ландшафта слагается из других составляющих (по сравнению с энергетикой биогеохорологических единиц) и т. д.

Как пишет Сочава (1961 : 7), «Представление о физико-географической фации более универсально, обязывает к анализу взаимоотношений не только между биотическим и абиотическим компонентами, но и к изучению связей в пределах абиотической части фации. Учение о фациях уделяет особое внимание не только биоэнергетическим, но и локальным геофизическим процессам, в частности балансу тепла и влаги, а также ряду структурных черт элементарного природного комплекса, которые с биогеоценотической точки зрения менее существенны».

Недавно Сочава внес новые уточнения в свою концепцию о соотношении биогеоценоза и фации: фация представляет фон развития биогеоценоза (элементарной «топологической геосистемы»); биогеоценоз, таким образом, рассматривается как выдел фации, имеющий меньшую вертикальную мощность по сравнению с последней; в свою очередь фация и другие ландшафтно-географические подразделения развиваются на фоне еще более мощного образования — планетарной биосферы (Сочава, 1970а : 5—6, 1970б : 6).

Итак, в нашей науке исторически сложилось выделение двух родов единиц при изучении биогеоценотической оболочки Земли (фитогеосферы, витасферы): экосистем и биогеохор разных рангов (элементарной биогеохорой является биогеоценоз).

Необходимо уточнить различие между этими типами единиц.

Биогеоценоз, будучи единицей хорологической, представляет собой выдел биогеоценотической оболочки, который «вырезается» из нее через всю ее толщу, исходя из принципа однородности сочетаний всех ее компонентов в пределах данного контура (определяемого границами одного фитоценоза по Сукачеву); биогеоценоз включает все без исключения компоненты биогеоценотической оболочки, находящиеся в пределах этих границ. Поэтому биогеоценозы (как и биогеохоры других рангов) — это выделы, которые примыкают друг к другу (часто будучи связаны постепенными переходами), но не перекрывают друг друга.

Экосистемы выделяются не на основе хорологического вычленения, а по признаку наличия трофических цепей, по которым протекают потоки вещества и энергии, вовлекаемые живыми организмами в процессы метаболизма. Поэтому, если компоненты экосистемы подвижны, она может не иметь фиксированных границ. Второе важное отличие эко-

системы от биогеохоры состоит в том, что экосистема далеко не обязательно включает все компоненты витасферы, имеющиеся в пределах данного выдела. Напротив, на одной и той же территории или акватории может быть выделено, как правило, множество экосистем разных масштабов, перекрывающих друг друга. Экологи, пользующиеся этим понятием, различают экосистемы самых различных уровней — от одного растения с его средой, или от пня в лесу со всеми его консортивными связями, или от почвенных экосистем (Macfadyen, 1969) — до всей витасферы в целом. Понятие экосистемы является более универсальным по сравнению с понятием биогеоценоза. В частности, оно применимо ко всем водным объектам (поэтому Г. Г. Винберг, как и зарубежные гидробиологи, пользуется только этим понятием), в том числе и к океаническим объектам любого уровня, вплоть до глубоководных; там можно видеть экосистемы без автотрофов, в выше расположенных слоях водной толщи состоящие из консументов-фитофагов, хищников и их водной среды, а глубже только из хищников 2-го и 3-го порядков, их водной среды и бактерий-редуцентов.

Следовательно, понятия экосистемы и биогеохоры, хотя и связаны с одним и тем же объектом, но различны по способу их выделения. На каком из этих понятий основываться в исследовательской работе, зависит от поставленных задач. Широта понятия экосистемы позволяет считать вполне уместной точку зрения, высказанную Е. М. Лавренко и И. Шмитхюзеном, о соотношении экосистемы и биогеоценоза. Лавренко следующим образом определяет их соотношение: «Биогеоценоз — это экосистема в границах фитоценоза» (Лавренко и Дылис, 1968 : 159). Шмитхюзен, развивая ту же мысль, подчеркивает, что экосистема — это «экологически функциональная система голоцена» (Schmithüsen, 1968 : 126); голоцен же в смысле Фридерикса является по Шмитхюзену (Schmithüsen, 1968 : 128) полным синонимом понятия «биогеоценоз» в смысле Сукачева. Из этих определений следует, что изучение биогеоценоза будет неполным, пока не вскрыта работающая в его границах экосистема.

Специфический для биогеоценологии метод изучения ее объектов, как уже говорилось выше, был предложен Линдеманом в 1942 г. — это метод количественного исследования перемещений энергии, получаемой от солнца автотрофными растениями по трофическим уровням. Однако следует говорить о потоках энергии и о трансформации вещества не только по трофическим, но и *по биогеохимическим уровням*, включающим не только пищевые цепи, но и преобразования неживых компонентов (например, гумусовых веществ почвы), которые содержат энергию того же происхождения. Уровни эти следующие: автотрофы-продуценты, консументы, редуценты; уровень неживой почвенной органики; уровень биогенной миграции минералов в коре выветривания; уровень биогенной трансформации газов приземного слоя атмосферы. Словом, это все процессы, идущие *за счет энергии, поглощенной автотрофными растениями в процессе фотосинтеза*.

Именно этот метод специфичен для биогеоценологии, отличая ее как от ландшафтоведения, так и от биоценологии, геоботаники, почвоведения и других смежных наук. Примером воплощения этого метода могут служить биогеоценотические эксперименты Н. В. Тимофеева-Ресовского (Тимофеев-Ресовский, Порядкова и др., 1957; Тимофеев-Ресовский, 1964, и др.).

Хотя в современной физической географии основным является также энергетический метод, а именно *метод балансов*, развитый А. А. Григорьевым (1937, 1938—1942, 1946 и др.) и его учениками, но энергетический баланс ландшафта имеет другие приходо-расходные статьи. Отметим, что лучистая энергия солнца играет в ландшафте несколько иную роль. Ее ландшафтообразующая работа проявляется прежде всего в нагревании водных и воздушных масс, приводящем к образованию ветров и осадков, которые обеспечивают всю деятельность текущей воды с ее эрозионными и аккумулятивными последствиями. В ландшафте, кроме

того, равное по значению с лучистой энергией солнца имеет и собственно земная энергия подкоровых масс, которая, действуя против силы тяжести, поднимает вверх в процессе тектонических катаклизмов огромные толщи горных пород, формируя рельеф земной поверхности. Арманд (1967 : 17) следующим образом характеризует энергетический баланс ландшафта: «Энергетический уровень, на котором „работает" ландшафт, состоит из двух частей: обменной и накопленной. Обменная часть, это главным образом приходящая солнечная радиация, но также адвентивное тепло и тепло фазовых превращений воды, поступление тепла из земной коры, кинетическая энергия падающих осадков и их потенциальная энергия, остающаяся после выпадения на приподнятые части рельефа (энергия стока). Накопленная главным образом в ходе тектонических движений энергия — это потенциальная энергия горных пород, озер и ледников, покоящихся над базисом эрозии, химическая энергия неорганических соединений с высоким энергетическим уровнем, а также органических соединений в многолетнем запасе биомассы».

Может возникнуть вопрос: чем отличается биогеоценология от биогеохимии? Интересы этих наук в некоторых отношениях перекрещиваются, но биогеохимия преследует задачи химического плана, которые состоят в изучении «истории атомов» (Перельман, 1966) в биосфере. В задачи же биогеоценологии входит исследование структуры биогеоценозов, вскрытие биологических и экологических механизмов взаимодействий между организмами и их популяциями в экосистемах, изучение продуктивности экосистем и биогеохор, их географии, динамики, их картографирование и ряд других проблем, которые стоят вне непосредственных задач биогеохимии. Потоки энергии по трофическим цепям могут быть выявлены только при изучении биологии, экологии, физиологии, продуктивности, особенностей размножения и других проявлений жизнедеятельности тех групп организмов, которые входят в состав данной экосистемы и т. д. По этим же причинам должно быть ясно отличие биогеоценологии от геофизики ландшафта, хотя некоторые аспекты у них будут совпадать (при изучении физических процессов в биогеоценозах, имеющих значение для их работы как биогеоценотических ячеек витасферы).

На рис. 2 изображена обобщенная модель экосистемы, построенная Е. Одумом (1959, 1966). Энергия поступает к фотосинтезирующим зеленым растениям-продуцентам и на этом же первом трофическом уровне часть ее расходуется на дыхание, а часть рассеивается в виде тепла. При переходе энергии на другие трофические уровни с каждым шагом экосистема теряет часть энергии на дыхание, часть в виде рассеивающегося тепла, а часть ее идет на накопление биомассы. В этой упрощенной схеме не выделен отдельно второй начинающийся от продуцентов детритный поток энергии; этот поток получает энергию от всех уровней экосистемы в виде отмерших частей организмов и их экскрементов, служащих пищей редуцентам. Детритный путь энергии отражен в схеме на рис. 1. Такого рода схемы Одум называет «Y-образными» («Y-shaped energy flow diagram», Odum E., 1966 : 42).

Модель Е. Одума имеет тот недостаток, что в ней отсутствует имеющийся во всех достаточно развитых биогеоценозах суши специализированный аккумулятор энергии — почва. Почва по Е. Одуму включается в детритный поток энергии (рис. 1). Но это по существу неверно. Детритная трофическая цепь включает поедание редуцентами отмерших растительных остатков, трупов и экскрементов животных, почва же представляет собой особое природное образование со сложным, специализированным устройством, выработанным эволюцией, протекавшей в течение многих миллионов лет. Работами И. В. Тюрина (1937), М. М. Кононовой (1963, 1970 и др.), Л. Н. Александровой (1966 и др.) и других установлено и подтверждено экспериментально, что гумусовые вещества почвы образуются вне почвенных организмов (хотя ферменты, выделяемые последними во внешнюю среду, входят в число факторов гумусообразования). Исследования названных авторов показали, что «основ-

ными звеньями гумификации являются взаимная конденсация высокомолекулярных продуктов разложения, переход их в твердую фазу с постепенным расщеплением системы на гуминовые кислоты и фульвокислоты, деградирование и внутримолекулярные перегруппировки, обусловливающие дальнейшую ароматизацию молекул и увеличение количества карбоксильных групп» (Александрова Л. Н., 1966 : 17). Одним из главных агентов гумификации по Тюрину является кислород воздуха. Кроме того, в состав почвенных мицелл входят ионы минеральных веществ почвы, претерпевающих биогенные изменения.

Почва должна изображаться на схеме в виде особого, высокоэнергетического блока. На схеме Одума (рис. 2) ее следовало бы изобразить в виде энергетического резервуара на выходе, обозначенном NU. Энерге-

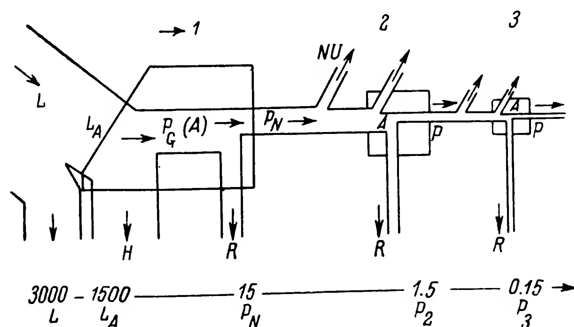


Рис. 2. Упрощенная диаграмма потока энергии в экосистеме (Odum, 1966 : 38).

1 — продуценты (автотрофы), 2 — первичные консументы (травоядные), 3 — вторичные консументы (плотоядные), L — лучистая энергия, L_A — ассимилированная лучистая энергия, P_G — общая биомасса продуцентов, P_N — урожай (net production) продуцентов, A — ассимилированная энергия, NU — энергия накапливающаяся или экспортируемая, P — биомасса консументов, R — потеря энергии на дыхание, H — рассеивающееся тепло. *Ряд цифр* в нижней части диаграммы показывает порядок величины каждого последующего звена при начальной энергии 3000 ккал/м²/день.

тический резервуар почвы примыкает к детритной цепи экосистемы, связан с нею, но не является ее звеном. Хотя все гумусовые вещества в почве постепенно минерализуются микроорганизмами (что дает возможность высшим растениям использовать освобождающиеся при этом элементы минерального питания), но одновременно они заменяются новыми; благодаря этому происходит медленное непрерывное обновление их в почве (Александрова Л. Н., 1966 : 18) подобно тому как в живом организме, вследствие обмена веществ, непрерывно обновляется состав его клеток и тканей. Мицеллярная структура и энергетический запас почвы поддерживаются, пока функционирует экосистема, действующая в пределах данного биогеоценоза. Главное назначение почв состоит в том, что они аккумулируют энергию в сложных высокомолекулярных коллоидных веществах гумуса и благодаря этому играют роль кладовых азота (элемента, который нигде в природе, кроме живых организмов, продуктов их жизнедеятельности и почвенного гумуса, не встречается в связанном виде). Биоценозы на суше могут достигнуть климаксовой стадии с саморегулируемой, устойчивой продуктивностью (в пределах флюктуационной изменчивости), только когда сформировалась зрелая почва, непрерывно поддерживаемая всей деятельностью экосистемы.

В почвенном гумусе содержится огромное количество энергии, которое в ряде случаев превышает во много раз ее количество в растительном веществе. По данным В. Р. Волобуева (1964), энергетический запас чернозема превышает количество энергии, заключающейся в степной растительности в 10 раз (табл. 2). По сведениям, опубликованным В. А. Ковдой (1970), в некоторых травяных сообществах количество энер-

гии, содержащейся в гумусе, превышает энергетический запас биома(в 20—30 раз, а в среднем для земного шара порядок величин, выража щих энергетические запасы биомассы и гумуса — один и тот же: в б массе суши содержится энергии $1.5 \cdot 10^{19}$ ккал, а в гумусовой оболо' суши — $1.2 \cdot 10^{19}$ ккал (Ковда, 1970 : 86).

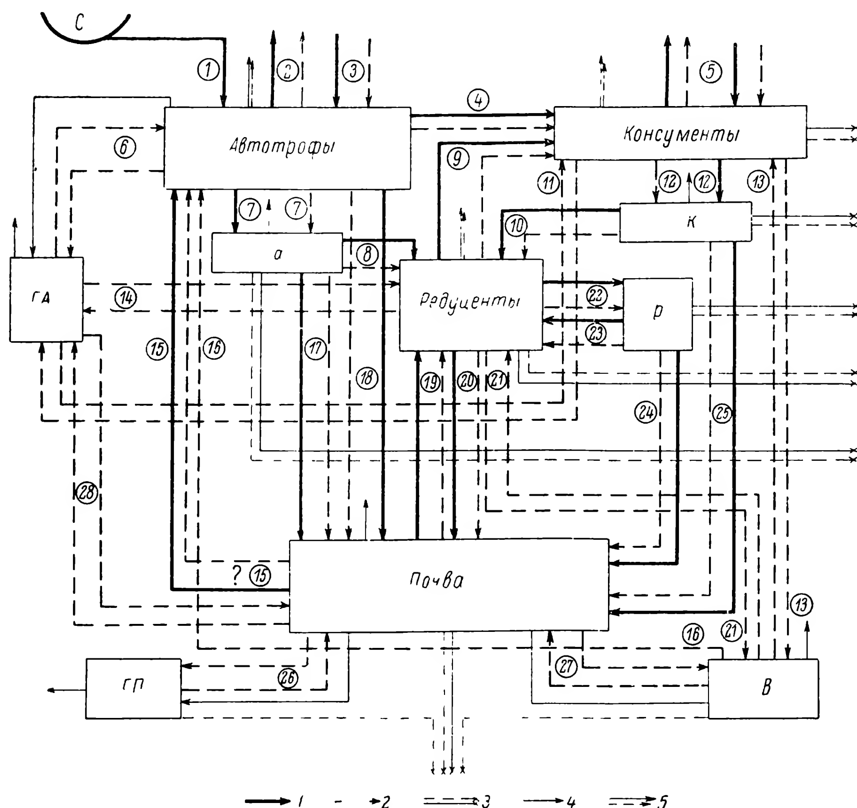


Рис. 3. Схема перемещений вещества и энергии в биогеоценозе.

С — лучистая энергия солнца. *Автотрофы* — фотосинтезирующие автотрофы-продуценты, *а* — отмершие части автотрофов, *консументы* — пищевые цепи консументов-фитофагов (как животных, так и растений) и хищников, *к* — трупы и экскременты консументов, *редуценты* — сапрофаги-редуценты, *р* — отмершие редуценты, *почва* — неживые компоненты почвы, органические и минеральные, *ГА* — газы атмосферы, *ГП* — горная порода, *В* — грунтовые и атмосферные воды. *1* — энергия, поглощенная зелеными растениями в процессе фотосинтеза, *2* — вещество, *3* — выход в сток (вектор стока имеет разный знак в разных типах биогеоценозов), *4* — тепловое рассеяние энергии, *5* — расход вещества и энергии на дыхание. *Цифры в кружках*: *1* — солнечная энергия, ассимилированная в процессе фотосинтеза; *2* — вынос зачатков; *3* — принос зачатков; *4* — поедание автотрофов фитофагами; *5* — перемещение консументов-животных; *6* — газообмен автотрофов; *7* — отмирание автотрофов; *8* — поедание отмерших частей автотрофов редуцентами; *9* — поедание редуцентов консументами; *10* — поедание трупов и экскрементов животных-консументов редуцентами; *11* — газообмен консументов; *12* — выделение экскрементов консументами и появление их трупов; *13* — водный обмен консументов; *14* — газообмен редуцентов; *15* — потребление автотрофами минеральных веществ почвы (и органических веществ; последнее под вопросом); *16* — потребление автотрофами воды; *17* — поступление отмерших частей автотрофов в почву; *18* — корневые выделения автотрофов; *19* — потребление редуцентами органических веществ почвы; *20* — внесение в почву продуктов жизнедеятельности редуцентов; *21* — водообмен редуцентов; *22* — отмирание редуцентов; *23* — поедание трупов редуцентов другими редуцентами; *24* — поступление отмерших редуцентов в почву; *25* — поступление в почву экскрементов и трупов консументов; *26* — взаимообмен веществом почвы с горной породой; *27* — влагообмен почвы с грунтовыми и атмосферными водами; *28* — газообмен почвы.

Примечание. В схеме показано перемещение только энергии, поглощенной зелеными растениями в процессе фотосинтеза. Схема без масштаба.

Способ построения модели по методу Одума не дает возможности отр зить аккумулятивную роль почвы. В предлагаемой нами схеме (рис. : почва изображается как особый энергетический блок.

На схеме видно, что почва представляет такой элемент экосистем работающей в пределах биогеоценоза, который связан с другими ее эл ментами наибольшим количеством входов и выходов. На этой схеме отр жены также те «завихрения» в потоке энергии, частные ее круговорот

ТАБЛИЦА 2

Количество энергии, связанной с основными компонентами почвы (кал/см²/см³) (по Волобуеву, 1964 : 161)

Зональный тип биогеоценоза, почва	Энергия, затрачиваемая на минеральные преобразования	Энергия, аккумулированная в гумусе	Энергия, аккумулированная в растительном веществе	Всего
Тундровый, глеево-тундровая . . .	1230	6000	450	7680
Таежный, подзолистая	2460	8600	14250	23510
Влажнотропический, красноземная	12350	9200	71250	92800
Степной, чернозем	5040	20000	2250	27290
Сухостепной, каштановая	2100	8000	1500	11000
Полупустынный, серозем	3920	4000	7500	2670

которые возникают, во-первых, при его движении через почву, и, во-вторых, благодаря сложным цепям питания, в частности при поедании (друг другом) консументов и редуцентов. Эти частные круговороты энергии, наблюдаемые на фоне общего ее потока, хорошо видны на интересной схеме конкретной пищевой пирамиды (рис. 4), опубликованной П. М. Рафесом (1966 : 13).

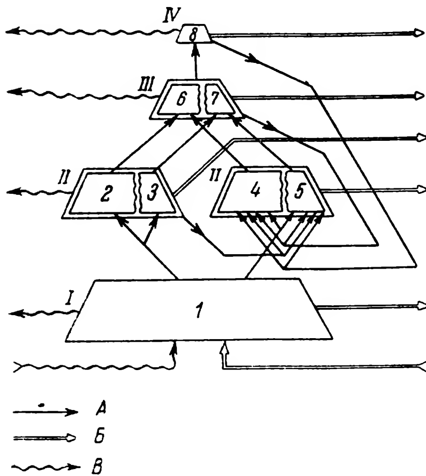


Рис. 4. Схема построения цепей питания и трофической пирамиды в лесном биогеоценозе (по Рафесу, 1966 : 13).

А — органическое вещество; *Б* — неорганическое вещество; *В* — энергия; *I*, *II*, *III*, *IV* — трофические уровни; *1* — зеленые растения и хемосинтезирующие бактерии; *2* — растительноядные животные (фитофаги); *3* — растения-паразиты; *4* — животные, питающиеся отмершим органическим веществом (сапрофаги); *5* — растения, питающиеся отмершим органическим веществом (сапрофиты); *6* — плотоядные животные; *7* — животные, питающиеся растительными паразитами растений; *8* — плотоядные II порядка (питающиеся плотоядными I порядка и потребителями растительных паразитов растений). Схема без масштаба.

На рис. 3 показаны также перемещения энергии (вместе с миграциями органического вещества, ее содержащего) благодаря наличию стока. Энергия может притекать в данный биогеоценоз или выбывать из него вместе со стоком. В зависимости от этого будет меняться знак вектора стока. Очень важно учитывать, что в биогеоценозах разных типов по-разному протекают процессы поступления вещества и энергии, их накопление или вынос вместе с твердым и жидким стоком и с помощью биологических агентов. Соотношение между накоплением и выносом веществ и те формы, в которых вещества накапливаются или выносятся, чрезвычайно важны не только для определения существенных преобразований в биогеоценозе, но и для выяснения роли данного биогеоценоза в динамике ландшафта, к которому он принадлежит. Биогеоценозы могут быть аккумулятивными и выносными. Последние широко выражены, например, в области северной тайги; благодаря им идет грандиозный биогенный процесс выщелачивания коры выветривания, протекающий на огромной территории, занятой этой областью (Таргульян, 1967, и др.). Сток, как говорилось выше, является тем важнейшим фактором, который связывает биогеоценозы в биогеохоры более крупного ранга. Без учета стока немыслимо составить представление о балансе вещества и энергии любой биогеохоры.

При изучении экосистем и биогеохор основной биогеоценологической задачей является познание того, как устроена и как работает система в целом. Поэтому метод покомпонентного изучения биогеоцено-

зов (см. «Программа и методика биогеоценологических исследований», 1966, и др.) следует считать недостаточным, если он не сочетается с сопряженной обработкой полученных данных и с применением моделирования, особенно при построении моделей в масштабе (см. рис. 1). Сопряженная обработка данных может проводиться хотя бы так, как это сделано в книге «Типология степных геосистем» (1970) [1] или в работах Ю. Г. Пузаченко (Пузаченко и Мошкин, 1969; Пузаченко, 1970). Модели, построенные в масштабе, особенно ценны потому, что их применение обязывает исследователей досконально изучить трофические связи, почвенные процессы и режим стока в биогеоценозе (или в экосистеме), поскольку без этих сведений построить указанную модель невозможно. Большие перспективы сулит математическое моделирование (также требующее полноты эмпирического материала для его использования), но пока имеются лишь первые попытки разработки этого вопроса (Полетаев, 1966; Эман, 1966; Ляпунов, 1968, и др.).

Изучение биогеоценотических объектов является одной из самых актуальных задач человечества в наши дни. Наиболее существенными объектами являются биогеоценотическая оболочка в целом и элементарные явления в ней: биогеоценозы и элементарные экосистемы. Тщательное изучение их чрезвычайно важно, поскольку при этом мы углубляемся в сущность процессов, происходящих в биокосных системах земной сферы, проникаем в познание механизмов великого гомеостазиса природы.

Проект унификации терминов в учении о биосфере и биогеоценозе [2]

Биосфера (Вернадский, 1926) — одна из земных оболочек, или геосфер, вещество которой коренным и необратимым образом преобразовано жизнью в течение длительных геологических эпох. В биосферу входят вся тропосфера, субстратосфера, воды мирового океана и суши, часть литосферы, испытавшая на себе влияние живых организмов или биогенных по их современному составу атмосферы и вод. Толщина биосферы около 40 км. Применять термин б и о с ф е р а к земным оболочкам другого объема (биогеоценотической оболочке, биостроме и др.) не следует.

Географическая оболочка (ландшафтная сфера) — геосфера, верхней границей которой является тропопауза, нижней — внутренняя граница земной коры (предел Мохоровичича), находящийся на глубинах от 3 км (под океанами) до 77 км (под горами).

Биогеоценотическая оболочка (Сукачев, 1964) — область наибольшего средоточия живых существ. Была выделена и описана Е. М. Лавренко под названием ф и т о г е о с ф е р ы. Включает не только совокупность живых организмов (растений и животных), но и ту среду (твердую, жидкую и газообразную), которая насыщена жизнью. Мощность биогеоценотической оболочки измеряется на суше метрами или десятками метров, а иногда и дециметрами (в крайних условиях существования доходя до сантиметров); в морях и океанах ее мощность больше, чем на суше. Синонимы: ф и т о г е о с ф е р а (Лавренко, 1948, 1949 и др.), б и о г е о с ф е р а (Дылис, 1964), в и т а с ф е р а (Тюрюканов и Александрова, 1969); близкие понятия: э п и г е н е м а (Аболин, 1914), э к о с ф е р а (Cole, 1958), б и о г е н о с ф е р а (Забелин, 1963).

Биострома (Лавренко, 1964) — совокупность живых существ, населяющих Землю. Синонимы: «п л е н к а ж и з н и», ж и в о е в е щ е с т в о биосферы (Вернадский, 1926), ж и в о й п о к р о в З е м л и (Беклемишев, 1964).

Фитострома (Высоцкий, 1925; Лавренко, 1964) — растительный покров Земли. Синоним: ф и т о с ф е р а (Сочава, 1944).

Биогеоценоз (Сукачев, 1942, 1945 и др.) — элементарная хорологическая единица биогеоценотической оболочки, определяемая площадью одного фитоценоза (в смысле Гамса и Сукачева). Синонимы: «в ы д е л ф а ц и и», «э л е м е н т а р н а я т о п о л о г и ч е с к а я г е о с и с т е м а» (Сочава, 1970а); близкие понятия: м и к р о к о с м (Forbes, 1887), э п и м о р ф а (Аболин, 1914); г о л о ц е н (Friederichs, 1930), э п и ф а ц и я (Раменский, 1938) и др. Применять термин «биогеоценоз» к понятиям другого объема (биоценоз, фитоценоз) не следует.

---

[1] Критический разбор этой работы дан В. И. Василевичем (1971).

[2] Доложено на заседании Научного совета по проблеме «Комплексное биогеоценологическое изучение живой природы и научные основы ее рационального освоения и охраны».

Биогеохора — термин, предлагаемый для обозначения любой хорологической единицы биогеоценотической оболочки; элементарной биогеохорой является биогеоценоз, наибольшей биогеохорой — вся биогеоценотическая оболочка Земли. Синоним: б и о х о р а (Pallmann, 1947).

Фитоценохора (Сочава, 1968) — термин, обозначающий любую хорологическую единицу фитостромы; элементарной фитоценохорой будет фитоценоз (в смысле Гамса и Сукачева), фитоценохорами более крупных рангов будут комбинации растительности Т. И. Исаченко (1966, 1969 и др.) и т. д. Наибольшей фитоценохорой будет растительный покров Земли в целом.

Экосистема (Tansley, 1935; Lindeman, 1942) — совокупность живых существ, связанных между собой трофическими связями, и неживых компонентов их среды, вовлекаемых ими в процессы взаимного обмена веществом и энергией. Экосистема — безранговое широкое понятие, применяемое к любым объектам биогеоценотической оболочки, где наблюдаются упомянутые связи (от одного организма с его средой до биогеоценотической оболочки в целом).

Геосистема (Сочава, 1968) — общее безранговое понятие для всех природных объектов ландшафтной сферы, состоящих из живых и неживых или только из неживых компонентов, от биогеоценоза, экосистемы и ландшафтной единицы любого масштаба до ландшафтной сферы (географической оболочки) в целом. Природные совокупности, состоящие только из живых компонентов (биострома, фитострома и их подразделения: биоценозы, фитоценозы и т. д.) в это понятие не входят.

ЛИТЕРАТУРА

А б о л и н Р. И. (1914). Опыт эпигенологической классификации болот. Болотоведение, 3—4. — А л е к с а н д р о в а В. Д. (1961). Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 66, 3. — А л е к с а н д р о в а В. Д. (1969). Классификация растительности. — А л е к с а н д р о в а В. Д. (1970). О методе моделирования и фитоценологии. Бот. журн., 55, 3. — А л е к с а н д р о в а Л. Н. (1966). О механизме образования гумусовых веществ и процессах превращения их в почве. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 105, 1. — А р м а н д Д. Л. (1967). Некоторые задачи и методы физики ландшафта. В сб.: Геофизика ландшафта. — А р м а н д Д. Л. (1968). Физическая география в наши дни. — Б е к л е м и ш е в В. Н. (1964). Об общих признаках организации жизни. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 69, 2. — Б я л л о в и ч Ю. П. (1947). Метод фитомелиорации. — Б я л л о в и ч Ю. П. (1970). О некоторых биогеоценологических основах общей теории фитомелиорации. Тр. МОИП, 38. — В а с и л е в и ч В. И. (1971). Топология степных геосистем. 1970. (Рецензия). Бот. журн., 56, 5. — В а с и л е в и ч В. И. и В. С. И п а т о в. (1967). Надорганизменные системные уровни и некоторые черты их структуры. В сб.: Структурные уровни биосистем. — В е р н а д с к и й В. И. (1926). Биосфера. — В е р н а д с к и й В. И. (1944). Несколько слов о ноосфере. Успехи современной биологии, 18, 2. — В е р н а д с к и й В. И. (1965). Биосфера. Избр. труды по биогеохимии. — В и н б е р г Г. Г. (1960). Первичная продукция водоемов. — В и н б е р г Г. Г. (1967). Особенности водных экологических систем. Журн. общ. биолог., 28, 5. — В о л о б у е в В. Р. (1964). О закономерностях энергетики почвообразования. В сб.: Генезис, классификация и картография почв СССР. — В ы с о ц к и й Г. Н. (1925). Покрововедение Зап. Белорусск. инст. сельск. хоз., 4. — Г р и г о р ь е в А. А. (1937). О некоторых основных физико-географических закономерностях. Изв. АН СССР, сер. геогр. и геофиз., 4. — Г р и г о р ь е в А. А. (1938, 1939, 1942). Опыт характеристики основных типов физико-географической среды. 1, 2, 3, 4. Пробл. физ. геогр., 5 (1938), 6 (1938), 7 (1939), 11 (1942). — Г р и г о р ь е в А. А. (1946). Субарктика. — Д ы л и с Н. В. (1964). Принципы построения классификации лесных биогеоценозов. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. — Д ы л и с Н. В. (1967). Развитие учения об экосистемах за рубежом. Лесоведение, 3. — Д ы л и с Н. В. (1969). Биогеосфера, ее свойства и особенности. Изв. АН СССР, сер. биолог., 4. — Д ю в и н ь о П. и М. Т а н г. (1968). Биосфера и место в ней человека. — З а б е л и н И. М. (1960). Физическая география, астрогеография и эволюционное учение о вселенной. Филос. вопросы естествозн., 3. — З а б е л и н И. М. (1963). Физическая география и наука будущего. — З а в а д с к и й К. М. (1966). Основные формы организации живого и их подразделения. В сб.: Философские проблемы современной биологии. — И с а ч е н к о Т. И. (1966). Изучение и картографирование структуры растительного покрова. Тез. докл. совещ., посвящ. геобот. картированию и районированию. — И с а ч е н к о Т. И. (1969). Сложение растительного покрова и картографирование. В сб.: Геоботаническое картографирование. — К о в д а В. А. (1970). Почвоведение и продуктивность биосферы. Вестн. АН СССР, 6. — К о н о н о в а М. М. (1963). Органическое вещество почвы. — К о н о н о в а М. М. (1970). Некоторые дискуссионные вопросы проблемы почвенного гумуса. Изв. АН СССР, сер. биолог., 3. — Л а в р е н к о Е. М. (1945). Значение биогеохимических работ акад. Вернадского для познания растительного покрова Земли. Природа, 5. — Л а в р е н к о Е. М. (1948). О фитогеосфере и ее положении в системе земных оболочек. Программа доклада на Всесоюзном ботаническом съезде. Бот. журн., 33, 2. — Л а в р е н к о Е. М. (1949). О фитогеосфере. Вопр. геогр., 15. — Л а в р е н к о Е. М. (1964). Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. Изв.

АН СССР, сер. биолог., 1. — Лавренко Е. М. и Н. В. Дылис. (1968). Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши СССР. Бот. журн., 53, 2. — Ляпунов А. А. (1968). Об изучении балансовых соотношений в биогеоценозе (попытка математического анализа). Журн. общ. биолог., 29, 6. — Норин Б. Н. (1970). О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. Бот. журн., 55, 2. — Перельман А. И. (1966). Геохимия ландшафта. — Полетаев И. А. (1966). О математических моделях процессов в биогеоценозах. Пробл. киберн., 16. — Полынов Б. Б. (1925). Ландшафт и почва. Природа, 1—2. — Программа и методика биогеоценологических исследований. (1966). — Пузаченко Ю. Г. (1970). Изучение биогеоценотических систем. Автореф. докт. диссерт. — Пузаченко Ю. Г. и А. В. Мошкин. (1969). Информационно-логический анализ в медико-географических исследованиях. В сб.: Медицинская география, 3. — Раменский Л. Г. (1924). Основные закономерности растительного покрова. Вестн. опытн. дела Средне-Черноземн. обл. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Рафес П. М. (1966). О роли и значении растительноядных насекомых в лесном биогеоценозе. В сб.: Влияние животных на продуктивность лесных биогеоценозов. — Рафес П. М. (1970). Развитие учения о биогеоценозах. В сб.: Очерки по истории экологии. — Рубин А. Б., А. С. Фохт и Н. П. Наумов. (1966). К вопросу о математическом моделировании экологических систем. Журн. общ. биолог., 27, 2. — Сочава В. Б. (1944). Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. Сов. бот., 1. — Сочава В. Б. (1961). Вопросы классификации растительности, типологии физико-географических фаций и биогеоценозов. Тр. Инст. биолог. Уральск. ФАН СССР, 27. — Сочава В. Б. (1968). Растительное сообщество и динамика природных систем. Доклады Инст. геогр. Сибири и Дальн. Вост., 20. — Сочава В. Б. (1970а). География и экология. Матер. V съезда Геогр. общ. СССР. — Сочава В. Б. (1970б). Теоретические положения топологии степных геосистем. В кн.: Топология степных геосистем. — Сукачев В. Н. (1940). Развитие растительности как элемента географической среды в соотношении с развитием общества. В кн.: О географической среде в лесном производстве. — Сукачев В. Н. (1942). Идея развития в фитоценологии. Сов. бот., 1—2. — Сукачев В. Н. (1945). Биогеоценология и фитоценология. Вестн. АН СССР, 2. — Сукачев В. Н. (1964). Основные понятия лесной биогеоценологии. В кн.: Основы лесной биогеоценологии. — Таргульян В. О. (1967). Почвообразование в холодных гумидных областях. — Тейяр де Шарден П. (1965). Феномен человека. — Тимофеев-Ресовский Н. В. (1961). О некоторых принципах классификации биохорологических единиц. Тр. Инст. биолог. Уральск. ФАН СССР, 27. — Тимофеев-Ресовский Н. В. (1964). Некоторые проблемы радиационной биогеоценологии. Пробл. киберн., 12. — Тимофеев-Ресовский Н. В., Н. А. Порядкова, Е. Н. Сокурова и Е. А. Тимофеева-Ресовская. (1957). Работы по экспериментальной биогеоценологии. Сб. работ Лаб. биофизики Уральск. ФАН СССР, 1. — Тимофеев-Ресовский Н. В. и А. Н. Тюрюканов. (1967). Биогеоценология и почвоведение. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 72, 2. — Титов И. А. (1952). Взаимодействие растительных сообществ и условий среды. — Титов И. А. (1970). Взаимодействие растительного покрова и условий среды в геологических водосборных бассейнах. Тр. Всес. с.-х. инст. заочн. образования, 35. — Топология степных геосистем. (1970). — Тюрин И. В. (1937). Органическое вещество почв. — Тюрюканов А. Н. и В. Д. Александрова. (1969). Витасфера Земли. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 74, 4. — Шмитхюзен И. (1966). Общая география растительности. — Эман Т. И. (1966). О некоторых математических моделях биогеоценозов. Пробл. кибернетики, 16. — Billings W. D. (1965). Plants and the ecosystem. — Cole L. (1958). The ecosphere. Sci. Americ.. 198, 4. — Duvigneaud P. et M. Tanghe. (1967). Ecosystémes et Biosphère. — Forbes S. A. (1887). The lake as microcosm. Bull. Peoria Sci. Ass. — Friederichs K. (1930). Die Grundfragen und Gesetzmässigkeiten der land- und forstwirtschaftlichen Zoologia. — Gams H. (1918). Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Vierteljahrsschr. Natur. Ges. Zürich, 63. — Golley F. B. (1968). Secondary productivity in terrestrial communities. Amer. Zoologist, 8, 1. — Le Roy E. (1927). L'exigence idéaliste et le fait d'évolution. — Lindeman R. L. (1942). The trophic-dynamic aspect of ecology. Ecology, 23, 4. — Macfadyen A. (1969). The systematic study of soil ecosystems. In: Soil Ecosystems. — Odum E. P. (1959). Fundamentals of ecology. — Odum E. P. (1966). Ecology. — Odum H. (1957). Trophic structure and productivity of Silver Springs, Florida. Ecol. Monogr., 27. — Odum H. a. E. Odum. (1955). Trophic structure and productivity of a windward coral reef community on Eniwetok Atoll. Ecol. Monogr., 25. — Ovington J. D. (1961). Some aspects of energy flow in plantation of *Pinus silvestris* L. Ann. Bot., N. S., 25, 27. — Ovington J. D. (1966). Quantitative ecology and ecosystems dynamics. Proc. Ecol. Soc. Austral., 1. — Ovington J. D. a. L. D. Heitkamp. (1960). The accumulation of energy in forest plantations in Britain. Journ. Ecol., 27. — Pallmann H. (1947). Pédologie et phytosociologie. C. R. Congr. Int. de Pédologie, Alger. — Phillipson J. (1966). Ecological energetics. — Riley G. A. (1956). Oceanography of Long Island Sound, 1952—1954. IX. Production and utilisation of organic matter. Bull. Bingham Oceanogr. College, 15. — Schmithüsen J. (1968). Allgemeine Vegetationsgeographie. — Tansley A. G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology, 16, 3. — Teal J. M. (1957). Community metabolism in

a temperate cold spring. Ecol. Monogr., 27. — Teilhard de Shardin P. (1959). Le phénomène humain.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 19 I 1971).

SUMMARY

Delimitation of biogeocoenology from other sciences, studying the external covers of the Earth geospheres) such as physical geography, biogeochemistry, landscape physios and others is considered.

The objects of biogeocoenology are: part of biosphere (according to Vernadsky) inhabited by now-living organisms (phytogeosphere, vitasphere) and its subdivisions: ecosystems and biogeochores. An elementary biogeochore is a biogeocoenosis according to Sukachev. As defined by E. M. Lavrenko a biogeocoenosis is an ecosystem within the limits of one phytocoenosis.

The way of constructing a model of energy flow through an ecosystem by Odum is criticized: such model does not reflect the role of soil as of a special accumulator of energy. According to the data by V. R. Volobuev (1964) and V. A. Kovda (1970) tho soil humus contains enormous energy, in grass biogeocoenosis exceeding the energy of biomass by 20—30 times. A model of biogeocoenosis is proposed, where soil is shown as a specialized reservoir of energy.

УДК 581.9 (23)(470.67)

И. И. Тумаджанов

БОТАНИКОГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВЫСОКОГОРНОГО ДАГЕСТАНА В СВЯЗИ С ПАЛЕОГЕОГРАФИЕЙ ПЛЕЙСТОЦЕНА И ГОЛОЦЕНА

С 4 рисунками

I. I. TUMAJANOV. BOTANICO-GEOGRAPHICAL PECULIARITIES OF HIGH MONTAINE DAGHESTAN AS RELATED TO PALEOGEOGRAPHY OF PLEISTOCENE AND HOLOCENE

Рассматриваются флористические особенности отдельных орографических зон Дагестана. Прослеживаются родственные связи нового эндема дагестанской флоры *Veronica bogosensis*, а также ряда других характерных высокогорных растений. В связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена, и в частности смещением Главного водораздела в зону южного склона Кавказа, обсуждается вопрос формирования современных ареалов высокогорных растений. На основании обзора новых палеоботанических и других данных аргументируется вывод, сделанный автором ранее (Тумаджанов, 1940), о голоценовой экспансии бука из третичного кахетинского убежища на дагестанский северный склон Главного водораздельного хребта.

В статье о буке и буковых лесах в Нагорном Дагестане мы отмечали, что среди всех ботанических провинций Кавказа Нагорный Дагестан уже давно стяжал себе репутацию одного из самых интересных и оригинальных районов Большого Кавказа. Систематические ботанические исследования Дагестана, начатые более 100 лет назад Ф. И. Рупрехтом, непрерывно продолжались многими ботаниками, посвятившими Дагестану ряд интересных флористических и геоботанических работ. В той же работе подчеркивалось, что, несмотря на большой накопленный материал, Нагорный Дагестан, эта своеобразная горная страна с чертами пустынного ландшафта по обнаженным южным склонам внутригорных котловин и ярким колоритом сосновых и березовых лесов, особенно обильных в глубине бассейнов Дагестанских Кайсу, заслуживает самого пристального внимания ботаников (Тумаджанов, 1940 : 57).

Возвратившись к Дагестану вновь спустя 25 лет и посетив дважды (1964—1965 гг.) его северную часть, мы отчасти реализовали высказанную мысль в статье о древнереликтовой пустынной растительности, обнаруженной нами во внутригорных гипсоносных котловинах по Андийскому Койсу (Тумаджанов, 1966).

Вместе с анализом соответствующих типов растительности в обеих работах нами была предпринята попытка объяснения исторических позиций изученных растительных группировок в связи с современными физико-географическими особенностями и палеогеографией отдельных частей территории Дагестана.

Накопленные к настоящему времени новые флористические и геоботанические данные, приводимые в работах ряда авторов, а также наши материалы, особенно по верхнеальпийской флоре, побуждают нас вновь обратиться к поставленным вопросам и попытаться объяснить некоторые ботаникогеографические особенности Высокогорного Дагестана в свете современных представлений о палеогеографии плейстоцена и голоцена Восточного Кавказа.

Летом 1965 г. при проведении ботанических исследований в бассейне Андийского Койсу в западной части Высокогорного Дагестана среди обычных растений верхнеальпийской скально-осыпной флоры наше внимание было привлечено небольшой сильно опушенной вероникой с интенсивно розовой окраской цветков. Растение это было собрано на высоте 3200 м на крутом щебнистом склоне северной части Богосского хребта, вздымающего свои снежные вершины в междуречье Андийского и Аварского Койсу (рис. 1).

Последующее изучение показало, что мы имеем дело с новым эндемичным для Дагестана видом, стоящим особняком среди других кавказских представителей рода *Veronica* L. (рис. 2). Изучение материала привело нас к заключению о наибольшем сродстве описанного нового вида



Рис. 1. Богосский хребет к северу от вершины Адалла-Шухгельмеэр. (Фот. автора).

с эндемичными верониками Горной Туркмении, относящимися к выделенному А. Г. Борисовой (1955) ряду *Turcomanicae* Boriss. секции *Chamaedrys* Griseb. этого рода (Тумаджанов, 1968).

Ныне к нам поступили гербарные образцы описанной вероники, собранной впоследствии в ряде других пунктов Дагестана. Оказалось, что в Дагестане *Veronica bogosensis* Tumad. произрастает в высокогорьях Шах-Дага и Шалбуз-Дага в районе аула Куруш. Один полный гербарный образец из этого местонахождения был предоставлен нам А. Д. Раджи. Летом 1968 г. вид этот был собран сотрудниками А. И. Галушко [1] на сланцевой осыпи (2900 м) северного склона Пирикительского хребта на водоразделе рек Шаро-Аргун и Чанты-Аргун. Как известно, хребет этот является крайним на западе Дагестана высочайшим звеном Бокового хребта (высшая точка Тебулос-Мта — 4494 м), водораздельным между левыми истоками Андийского Койсу и реками Аргун и Шаро-Аргун бассейна Терека.

Таким образом, к настоящему времени достоверно известны три разобщенных пункта произрастания *V. bogosensis* на территории собственно Дагестана и смежных районов Чечено-Ингушетии. Пункты эти, разбросанные по отдельным звеньям Бокового хребта, показаны на схематической орографической карте Дагестана (рис. 3). Все эти хребты неоднократно посещались многими исследователями, начиная от Ф. Рупрехта, А. Беккера, Г. Радде, Г. Мерцбахера, Н. Буша и других, а верхне-

[1] Автор выражает свою признательность А. Д. Раджи и А. И. Галушко за любезное сообщение приводимых сведений и присылку гербарных образцов.

альпийская скально-осыпная флора Дагестана, равно как и всего Восточного Кавказа, считалась изученной настолько хорошо, что нахождение в ее составе нового для науки вида (тем более стоящего особняком среди других представителей реликтовой высокогорной флоры Кавказа) безусловно представляет выдающийся интерес.

В этой связи прежде всего отметим локализацию всех мест произрастания *V. bogosensis* в пределах северных отрогов отдельных звеньев Бокового хребта. По нашим наблюдениям, на Богосском хребте растение это тяготеет к глинистым песчаникам средней юры, которые в зоне контакта с господствующими здесь нижнеюрскими шиферными сланцами подняты на столь же большую высоту.

Аналогичная приуроченность ряда других характерных элементов высокогорной скально-осыпной флоры к отдельным звеньям Бокового хребта и как следствие этого соответствующие разрывы в ареалах отмечались и другими исследователями. Так, Ан. А. Федоров (1952 : 59) в своем фундаментальном исследовании истории высокогорной флоры Кавказа подчеркивал, что на востоке Большого Кавказа самым замечательным явлением, наблюдаемым в альпийском поясе, надо признать присутствие совершенно особых, своеобразнейших родов и видов, несомненно древнейших по своему происхождению. Он указывал, что местом сосредоточения этих растений являются отдельные высокие вершины и хребты, начиная с самой восточной части Дагестана, — Тфан-Даг, Базар-Дюзи и некоторые другие; к западу они достигают района, расположенного немногим далее Эльбруса. В числе этих растений в первую очередь им были названы эндемичные монотипные роды: *Pseudovesicaria digitata* (C. Mey.) Rupr., *Trigonocaryum involucratum* (Stev.) Kusn., *Symphyoloma graveolens* C. A. Mey., *Pseudobetckea caucasica* (Boiss.) Lincz., редчайший *Dracocephalum botryoides* Stev., растущий, кроме Кавказа, только в горах Средней Азии, *Allium oreophilum* C. A. Mey., а также *Vavilovia formosa* (Stev.) An. Fed.



Рис. 2. *Veronica bogosensis* Tumad., 5 VIII 1965, щебнистая осыпь на высоте 3200 м над ур. м. на склоне Богосского хребта.

На самом деле, посещенный нами Богосский хребет является одним из очагов массового распространения подобных растений, явно тяготеющих к отдельным звеньям Бокового хребта. Так, например, кавказско-переднеазиатская *Vavilovia formosa* произрастает здесь в чрезвычайном обилии, местами буквально в качестве фонового растения на сланцевых осыпях, образуя вместе с *Pseudovesicaria digitata* особый тип щебнистых лужаек на хорошо обогреваемых склонах, защищенных от снежных лавин. Вместе с тем оба эти растения полностью отсутствуют на смежных участках Главного хребта.

Мы наблюдали *Vavilovia* и *Pseudovesicaria* также на крайнем западном пределе их распространения вдоль северного склона Большого Кавказа — на Приэльбрусском массиве Бокового хребта. Примечателен тот

факт, что, кроме верхнеальпийских осыпей, сложенных хлоритовыми сланцами верхнего палеозоя, *Vavilovia formosa* спорадически встречается здесь среди трагакантников с *Astragalus denudatus* Stev. на южных склонах Учкуланской котловины в верховьях Кубани. Как установил недавно А. И. Галушко (1969), до Приэльбрусья доходит и другой характерный для Дагестана, в том числе и для Богосского хребта, эндемичный монотипный род *Trigonocaryum involucratum*.

Сходным характером ареала обладают и другие более широко распространенные представители верхнеальпийской скальноосыпной флоры. Многие из них проникают еще дальше к западу, и, по нашим наблюдениям, являются обычными растениями в высокогорьях крайних западных звеньев Бокового хребта (Хр. Абишира-Ахуба) на Западном Кавказе.

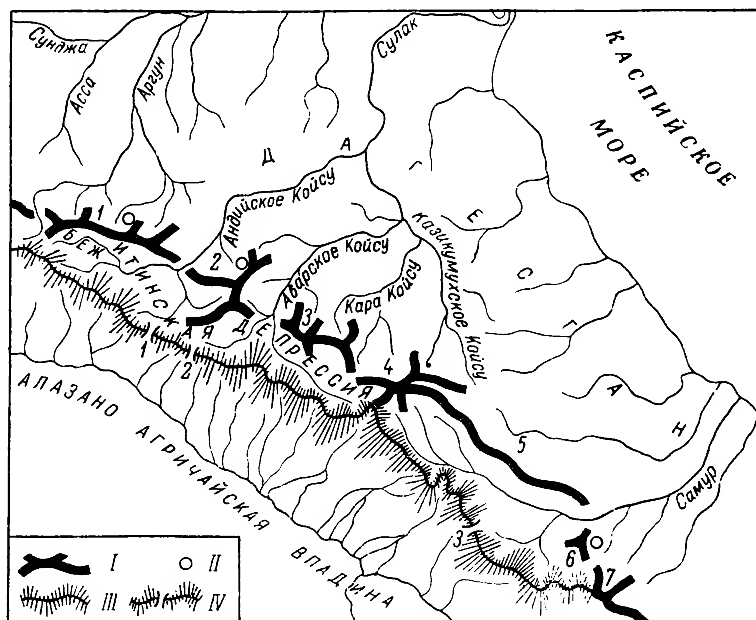


Рис. 3. Схематическая орографическая карта Высокогорного Дагестана.

I. Массивы Бокового хребта: *1* — Пирикительский, *2* — Богосский, *3* — Нукатлинский, *4* — Дюльты-Даг, *5* — Самурский, *6* — Шалбуз-Даг, *7* — Базар-Дюзи, Шах-Даг; II. Местонахождения *Veronica bogosensis* Tumad.; III. Главный водораздельный хребет; IV. Перевалы через Главный водораздел: *1* — Кодорский — 2365 м, *2* — Мушакский — 2100 м, *3* — Салаватский — 2852 м.

В нашу задачу не входит детальное рассмотрение данного вопроса для всей системы хребтов, составляющих в совокупности орографическую зону Бокового хребта на северном склоне Большого Кавказа. Поэтому мы ограничимся указанием на еще несколько растений, ареалы которых не выходят за пределы собственно Дагестана или имеют лишь незначительные иррадиации к западу. Такова, например, занимающая изолированное положение в системе рода *Scrophularia minima* Bieb.; она преимущественно приурочена к высокогорьям Бокового хребта, начиная от Базар-Дюзи и Тфан-Дага, и отдельными островными частями ареала тянется на запад до Эльбрусского поднятия. В верховьях Уруха и Ардона на Центральном Кавказе растение это проникает в зону южного склона Большого Кавказа.

Отметим попутно, что А. Г. Долуханов (1969), детально изучивший субнивальную флору в верховьях Лиахви в зоне южного склона Центрального Кавказа, подчеркнул отсутствие в ее составе таких характерных реликтовых эндемов северного склона Кавказа, как *Pseudovesicaria digitata, Pseudobetckea caucasica*, *Symphyoloma graveolens*, *Ranunculus*

arachnoideus, *Trigonocaryum involucratum* и ряда других, островные местонахождения которых, как показано выше, протягиваются к западу к верховьям Терека и достигают в отдельных случаях верховьев Кубани.

К типично дагестанским эндемам относится *Ranunculus arachnoideus* с классическим местообитанием на Тфан-Даге, весьма характерный в составе верхнеальпийской флоры дагестанских звеньев Бокового хребта, включая и Пирикительский хребет. Крайние западные местонахождения этого вида известны в верховьях Терека. На Богосском хребте весьма обилен своеобразный эндемичный вид клевера — *Trifolium raddeanum* Trautv., обладающий очень узким ареалом в пределах центральной части Высокогорного Дагестана. По А. А. Гроссгейму (1936), вид этот обнаруживает связи с восточно-средиземноморским низкогорным *T. physodes* Stev. Здесь же спорадически встречается такой характерный эндем высокогорной флоры Дагестана, как *Pseudobetckea caucasica*, проникающая на Восточном Кавказе до верховьев Терека. К этому же типу по характеру ареала относится *Silene humilis* C. A. Mey., с классическим местонахождением на Тфан-Даге и островными частями ареала по отдельным звеньям Бокового хребта до Кубано-Терского водораздела.

Наконец, обращает на себя внимание установленное недавно по сборам И. И. Карягина (1953) произрастание на крайнем востоке Дагестана в районе Шах-Дага—Базар-Дюзи *Didymophysa aucheri* Boiss., до сих пор известной только из нескольких пунктов Малого Кавказа, а за пределами Кавказа растущей на Арарате и на высоких вершинах хребта Эльбурс на севере Ирана (Федоров, 1952).

С другой стороны, совсем недавно было сообщено о не менее интересной находке (Ахвердов и Манаканян, 1963) на вершине горы Арагац в Армении *Pseudovesicaria digitata*, считавшейся классическим эндемом высокогорной флоры Большого Кавказа. Авторы подчеркивают, что представители этих двух близких родов *Didymophysa* и *Pseudovesicaria* как на Арагаце, так и в Дагестане произрастают совместно в сходных условиях верхнеальпийского скально-осыпного пояса.

К сказанному следует добавить описанный недавно Хеджем (Hedge, 1969) для хребта Эльбурс на севере Ирана новый монотипный род *Elburzia*, выделенный им из р. *Petrocallis*. Хедж пишет, что, несмотря на многочисленные отличия этих двух родов, *Petrocallis* наиболее близок к *Elburzia*, а кавказская *Pseudovesicaria* является другим родом в этом общем родственном объединении, географически более близким к *Elburzia* (разрядка наша, — *И. Т.*). К этому объединению относится и упомянутый выше олиготипный род *Didymophysa*, представленный в горах Средней Азии викарным видом *Didymophysa fedtschenkoana* Rgl. По мнению Ан. А. Федорова (1952), положение в системе этого рода очень неясно. С одной стороны, его возможно сближать со средиземноморским ореофитным родом *Petrocallis*, одновременно нечто общее он имеет с *Pseudovesicaria*, а также с *Coluteocarpus*.

Новые местонахождения ряда видов, а также вновь описанные роды и виды, еще более подкрепляют точку зрения Федорова (1952), что во флоре Кавказа и смежных районов Передней Азии подобные растения являются отголосками какой-то весьма древней своеобразной ксерофитного склада высокогорной флоры, развивавшейся на общей основе вполне автохтонно еще в третичных горах на пространствах современных провинций Средиземноморья и Ирана. В настоящее время ареалы подобных растений разбиты на разобщенные участки или маленькие пятна, приуроченные к отдельным горным районам.

Совершенно несомненно, что описанная нами эндемичная *Veronica bogosensis* также принадлежит к подобному циклу форм, предки которых обитали некогда на единой территории, расчлененной впоследствии современными горными хребтами. Так, наиболее близкая к ней красноцветная *Veronica czerniakowskiana* Monjuschko и ныне произрастает в среднегорном поясе арчевого редколесья на каменистых склонах Копет-Дага. Описанная А. Г. Борисовой с более высокого пояса центральной части

Копет-Дага *Veronica tripartita* Boriss., по всей вероятности, представляет собой высокогорную расу первого вида. Мнение Борисовой о возможности нахождения *V. czerniakowskiana* или близких к ней форм из ряда *Turcomanicae* в горах Северного Ирана в настоящее время приобретает еще большую убедительность после нахождения в Дагестане родственного с копетдагскими ореофитизированного эндемичного вида. Современное распространение родственных вероник ряда *Turcomanicae* показано на рис. 4. Таким образом, и в данном случае намечается связь, подобная той, которая характеризует распространение видов р. *Didymophysa*.

Отмеченные выше для ряда высокогорных растений разрывы современных ареалов, равно как и сам процесс формирования родственных родовых и видовых таксонов, следует рассматривать в свете палеогеографической истории занимаемой ими территории, учитывать которую нам представляется совершенно необходимым при любом подходе к решению вопросов исторической географии растений. Если ограничиться только Высокогорным Дагестаном, то, обратившись к общепризнанным в настоящее время положениям, в первую очередь следует подчеркнуть существенные геоморфологические преобразования всего Восточного Кавказа, связанные со сравнительно недавним смещением к югу Главного водораздела.

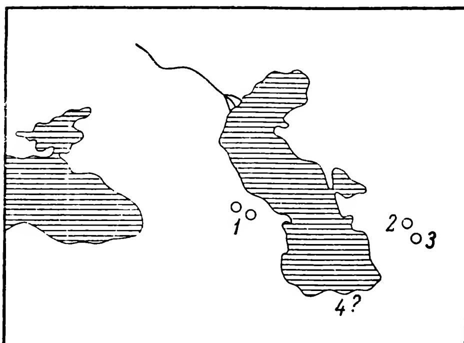


Рис. 4. Распространение вероник ряда *Turcomanicae*.

1 — *Veronica bogosensis*, *2* — *V. czerniakowskiana*, *3* — *V. tripartita*, *4* — возможные местонахождения на хребте Эльбурс на севере Ирана.

Этому вопросу посвящена специальная статья В. А. Гроссгейма (1950), в которой использованы данные А. П. Герасимова, И. Г. Кузнецова, К. Н. Паффенгольца, В. П. Ренгартена, В. Я. Хаина и других геологов. Основываясь на этой статье, а также на некоторых более поздних работах (Гвоздецкий, 1963; Милановский и др., 1966), палеогеографию высокогорий Восточного Кавказа в общих чертах можно свести к следующему. Начиная от р. Ардон в восточной части Центрального Кавказа и на всем протяжении к востоку до вершины Базар-Дюзи в Дагестане, наиболее высокий древнейший хребет (представляющий собой прямое продолжение Главного хребта западной части Центрального Кавказа) неоднократно пропиливается верховьями рек и состоит из ряда разобщенных массивов, в совокупности составляющих Боковой хребет; в то же время Главный водораздел смещен на расположенную южнее более низкую цепь, морфометрически и геологически принадлежащую уже к зоне южного склона. Повсюду на данном отрезке Боковой хребет примерно на 1 км превышает Главный водораздел, и сложен он более древними осадками. На территории Дагестана отдельные массивы и вершины Бокового хребта значительно превышают 4000 м, а средние высоты Главного водораздела составляют 3000 м, с очень низкими перевалами — до 2150—2350 м над ур. м. Хребты эти соединены низкими перемычками, благодаря чему, как отмечает Н. А. Гвоздецкий, Боковой хребет выделяется вполне отчетливо, несмотря на расчлененность ущельями рек на отдельные массивы. Только в крайней восточной части, попадая в расположение осевой (геологически) зоны, Водораздельный хребет, начиная с вершины Базар-Дюзи, вновь достигает максимальных высот. В. А. Гроссгейм (1950) подчеркивал, что там, где Главный водораздел между Алазано-Агричайской впадиной и Дагестаном подвергался более или менее систематическим исследованиям, геологи неизменно приходили к выводу о существенной перестройке рельефа этой части Большого Кавказа в сравнительно недавнем геологическом прошлом.

По В. А. Гроссгейму, перестройка рельефа Восточного Кавказа происходила в основном в плейстоцене. Этому, по его мнению, не противоречат ни гляциальная история Большого Кавказа, ни другие геологические и геоморфологические факты. Нужно думать, однако, что основы этих существенных геоморфологических преобразований были заложены еще в среднем плиоцене, когда с возникновением крупных опусканий в южной части Каспия уровень последнего стал на 500—600 м ниже уровня океана и когда в связи с этим начала развиваться глубокая, преимущественно консеквентная речная сеть (Милановский и др., 1966). С расчленением Бокового хребта связаны перехваты рек в верховьях Дагестанских Койсу и далее к западу в верховьях Аргуна, истоки которых стекают ныне по продольной депрессии, известной под общим названием Бежитинской и протянувшейся вдоль северного склона Главного водораздела. Здесь же в верховьях Аргуна расположена дислокационная зона между восточной оконечностью Северо-юрской и Бежитинской депрессиями, и, следовательно, существенно меняется общая орографическая структура северного склона на стыке Центрального и Восточного (или Дагестанского) Кавказа.

Приведенные выше сведения являются лишь общей схемой, учитывающей основные направления геоморфологических преобразований Высокогорного Дагестана. Однако они совершенно необходимы для понимания ряда известных ботаникогеографических особенностей данной территории, неоднократно отмечавшихся в литературе, но не получивших достаточного объяснения в свете новейших взглядов на палеогеографию Восточного Кавказа.

Возвращаясь к обрисованным выше особенностям распространения наиболее характерных высокогорных элементов флоры, нельзя не подчеркнуть, что уже сам факт флористической общности островных массивов Бокового хребта может служить лишним биогеографическим аргументом в пользу существования древнего гипсометрического водораздела, объединявшего отдельные массивы Бокового хребта. В этом отношении нам не раз приходилось обращать внимание на существенную роль Бокового хребта как климатического и ботаникогеографического рубежа на северном склоне Большого Кавказа (Тумаджанов, 1963).

Для территории Дагестана представляется совершенно очевидным образование уже к среднему плиоцену достаточно высокого водораздела вдоль современных массивов Бокового хребта, замыкающего с юга северный склон Восточного Кавказа. К северу от этого хребта расстилалась территория Внутригорного Дагестана, представлявшая собой тогда слабо расчлененную пенепленизированную поверхность, расположенную на низком гипсометрическом уровне и служившую ареной расселения ксерофитных и пустынных ирано-туранских флор. Свидетелями данного этапа палеогеографической истории Дагестана могут служить многие элементы современной флоры, в частности и фрагменты реликтовой пустынной растительности, сохранившиеся в окружении высоких гор у северного подножья Богосского хребта.

В последующий позднеплиоцен-плейстоценовый этап геотектонического развития, связанный с наиболее мощными поднятиями хребтов, изоляцией внутригорных котловин и общими геоморфологическими преобразованиями страны, в процесс местного видообразования были вовлечены различные представители этой флоры. С одной стороны, это эндемы пустынной и ксерофитной флоры низких поясов, подобные *Salsola daghestanica* (Turcz.) Lipsky, *Hordeum daghestanicum* Alex., *Sosnovskya ruprechtii* (Boiss.) A. Takht., *Convolvulus ruprechtii* Boiss., *Matthiola daghestanica* (Conti) N. Busch и другие виды, сохранившие свою мегатермную природу. С другой, — это микротермные криофилизированные эндемы высокогорий Восточного Кавказа и некоторые другие более широко распространенные растения, в основном общего древнесредиземноморско-переднеазиатского родства. Своей приуроченностью к континентальным высокогорьям Бокового хребта большинство видов этой флоры как бы

указывает на путь своего расселения по Большому Кавказу («Via Daghestan»), происходившего в орографических условиях, во многом не сходных с современными.

Таким образом, современная концентрация этой флоры в высокогорьях Бокового хребта объясняется не только тем, что здесь горы достигают бо́льших высот и в связи с этим бо́льшие площади занимают характерные скально-осыпные экотопы, но также, очевидно, и тем, что именно этот древнейший горный кряж является первоначальной колыбелью становления и расселения подавляющего большинства представителей этого флористического комплекса.

В своей очень интересной работе о диких высокогорных горохах Кавказа Федоров (1938 : 51) убедительно обосновал положение, что процесс ореофитизации происходил одновременно и политопно в различных пунктах ареала, трансформируя сходные или даже генетически тождественные анцестральные формы, которые были распространены, может быть, гораздо шире производных. В это представление полностью укладываются новые факты нахождения таких растений, как *Didymophysa* и *Pseudovesicaria*, и нет никаких оснований для объяснения подобных разрывов отдаленными миграциями узкоспециализированных форм через совершенно чуждые им экотопы, как это все еще представляют себе некоторые ботаники.

Наоборот, следует говорить о древнем разобщении в основном исходных анцестральных таксонов, в результате которого возник викаризм современных специализированных ореофитов в родовом и видовом ранге, а также внутривидовой расовый викаризм. Можно указать, например, на арагацскую популяцию *Pseudovesicaria digitata*, представленную здесь исключительно вариацией *Bursa-pastoris* Somm. et Lev., описанной Соммье и Левье с западного склона Эльбруса на Большом Кавказе. Произрастание на Арагаце этой расы объясняется, конечно, не тем, что именно она устремилась с Эльбрусского поднятия в Южное Закавказье, где достигла конечного пункта такого дальнего переселения на вершине Арагаца. Причину этого обстоятельства следует искать в генетических сдвигах (генетико-автоматических процессах) в изолированных малых популяциях анцестральных форм, протекавших параллельно и совершенно независимо на склонах Эльбруса и вершине Арагаца. Кариологическое изучение некоторых таксонов высокогорной флоры Кавказа, особенно полиморфной *Veronica gentianoides* Vahl s. l., дает нам немало подобных, весьма поучительных примеров автономного возникновения в различных пунктах общего ареала фенотипически сходных хромосомных рас (Туманджанов и Беридзе, 1969).

В отношении *Veronica bogosensis* можно с уверенностью считать, что анцестральная форма, давшая начало дагестанскому ореофиту, также относилась к числу широко распространенных среднегорных ксерофитных типов, подобных современным родственным копетдагским видам, растущим в поясе арчевого редколесья. Косвенным аргументом в пользу такого допущения может служить наличие в зоне Бокового хребта в Дагестане реликтовых местонахождений арчи (*Juniperus polycarpos* C. Koch) и целого ряда других элементов ксерофитной средиземноморско-переднеазиатской флоры, отличающей Дагестан от всех остальных горных районов северного склона Большого Кавказа.

На наш взгляд, разрозненные ныне места произрастания *V. bogosensis* на территории Дагестана следует отнести к тем более древним этапам палеогеографической истории Восточного Кавказа, когда Боковой хребет не был еще расчленен на отдельные звенья глубокими консеквентными ущельями Дагестанских Койсу и когда гидрографический водораздел не был еще смещен в современную зону южного склона Главного хребта.

Со смещением водораздела и образованием в результате этого продольной Бежитинской депрессии связаны и другие современные ботанико-географические особенности Высокогорного Дагестана. Мы имеем в виду распространение здесь в средней части Бежитинской депрессии бука и бу-

ковых лесов, впервые изученных и описанных нами (Тумаджанов, 1938, 1940).

Обсуждая в приведенных работах вопрос об истории лесной растительности Нагорного Дагестана, мы высказали мнение, что буковые леса Бежитинской депрессии являются наследием позднейшего, по существу голоценового этапа развития растительности этой части Высокогорного Дагестана. За прошедшие годы накоплено немало новых фактов по истории лесной растительности Большого Кавказа в плейстоцене и голоцене, а по Северному Кавказу исследования торфяников (Тумаджанов, 1961) дали материал для обоснования общего положения о голоценовой экспансии бука, имевшей место повсеместно, в том числе и на Кахетинском хребте Восточного Закавказья.

Поэтому вызывают недоумение попытки некоторых исследователей приписать буковым лесам Бежитинской депрессии доледниковый возраст и считать их исконно присущими данной территории остатками древней третичной лесной растительности. Последняя подобная попытка предпринята П. Л. Львовым (1970) в недавно опубликованной статье о распространении буковых лесов в Дагестане. Ввиду недостатка места не представляется возможным дать исчерпывающий обзор данного вопроса в свете всех новых данных, но поскольку он имеет непосредственное отношение к теме настоящей статьи, остановимся на некоторых основных положениях.

Когда речь идет об изолированном островном положении буковых лесов в верховьях Андийского и Аварского Койсу, следует иметь в виду лишь их изоляцию от буковых лесов северного Предгорного Дагестана, занимающих внешние склоны Гимринского, Салаватского и других хребтов. Что же касается смежных с Бежитинской депрессией буковых лесов Алазано-Агричайской впадины, то никакой изоляции здесь конечно нет. Проводя свои исследования в этом районе в 1937 г., мы отмечали, что верхняя граница пояса бука, составленная вторичными буковыми рединами, протягивается со стороны Кахетии извилистой линией, незначительно удаленной на участках низких седловин от водораздела Главного хребта. С Дагестанской стороны северные склоны Главного хребта заняты разрозненными группами деревьев бука, произраставших и близ гребня Мушакского перевала, т. е. на высоте 2100—2150 м над ур. м. Таким образом, еще в те годы сохранялся непосредственный контакт буковых лесов Высокогорного Дагестана с лесами кахетинских склонов Главного водораздельного хребта.

В своем стремлении доказать отсутствие общности буковых лесов этих двух противоположных склонов главного водораздела П. Л. Львов совершенно упустил из виду этот очевидный факт и не принял во внимание наличие еще более широких контактов, по существу сплошной лесной перемычки, существовавшей в недалеком историческом прошлом, до истребления лесов человеком, а также в более ранние фазы голоцена. Кстати, как сам Львов (1970 : 1243), более детально обследовавший этот район буковых лесов в Дагестане, так и другие дагестанские ботаники (Омаров, 1968а, б) отмечают, что верхняя естественная граница бука в менее нарушенных участках Бежитинской депрессии проходит на высоте 2300 м над ур. м., значительно превышая, таким образом, наиболее низкую седловину Мушакского перевала. Субальпийские березняки поднимаются здесь еще выше, до 2500 м над ур. м.

В настоящее время мы располагаем убедительными данными, основанными на материале пыльцевых анализов из различных районов Кавказа, свидетельствующими о поднятии лесного пояса в среднем голоцене на 300—400 м по вертикали по сравнению с современной естественной границей лесов. Положение это полностью согласуется с многочисленными данными пыльцевых исследований в западноевропейских странах, где общая амплитуда поднятия поясов в послеледниковое время достигает еще больших величин. Не имея возможности уделить место ссылкам на соответствующую литературу, ограничимся указанием на очень

содержательную сводку по данному вопросу, опубликованную Г. Э. Гроссетом (1962). Таким образом, становится совершенно очевидным, что именно в этот отрезок голоцена для проникновения бука в Бежитинскую депрессию стал вполне доступен и расположенный несколько западнее (см. рис. 3) участок Главного хребта в районе Кодорского перевала (2365 м).

Нужно сказать, что Дагестан в этом отношении не представляет исключения. Так, В. Л. Виленкиным и Н. В. Ковалевым (1957) по отпечаткам в травертинах было установлено произрастание бука в верховьях Терека в Трусовской долине, занимающей депрессию между Главным и Боковым хребтами. Здесь в толще травертинов на дне вюрмского трога долины Трусо на высоте 1900 м обильны отпечатки листьев березы, дуба и бука. В настоящее время вследствие истребления лесов долина Трусо почти полностью безлесна. Авторы приходят к правильному выводу о проникновении широколиственных лесов в верховьях Терека в эпоху максимального облесения и поднятия поясов в среднем голоцене.

Очень часто ботаники для обоснования своей точки зрения апеллируют к заключениям геоморфологов о масштабах оледенения той или иной территории. Так поступил в данном случае и П. Л. Львов, подкрепивший свое мнение ссылкой на слабое развитие ледниковых явлений в Горном Дагестане. Однако ныне убедительно доказано, что именно последняя вюрмская ледниковая эпоха характеризовалась наибольшей суровостью климата, а меньшие размеры оледенения в континентальных и сухих высокогорьях, подобных Дагестану, только усугубляли воздействие подобных климатических условий на мезофильную лесную растительность. В настоящее время можно считать твердо установленным, что максимум понижения температуры при наибольшей континентализации климата приходился именно на последнюю стадию вюрма (поздний плейстоцен) и что это время было наиболее холодным периодом всего плейстоцена (Гроссет, 1966). Так, в недавно опубликованной работе Ланга (Lang, 1970) показано, что в климатических условиях последнего оледенения в Средней и Южной Европе полностью исключалось сохранение широколиственных лесов, отступивших далеко на юг в Средиземноморскую область. Даже здесь, по данным Ланга, ледниковые рефугиумы флоры центральноевропейских лиственных лесов не существовали как зональные растительные пояса, а сохранялись в низких предгорьях в виде небольших изолированных островов. Для Карпат в пределах Румынии, по мнению Э. Попа (1957), ботаники, пользуясь только ареалогическим методом и флористическими сопоставлениями, пришли к ошибочному выводу о происхождении карпатских лиственных лесов непосредственно от третичных. Основываясь на пыльцевых исследованиях, он сделал вывод, что в предгорьях Карпат в верхнем плейстоцене на высоте 400—500 м господствовали сосновые леса, лишенные мезофильных лиственных элементов, не приспособленных к условиям холодного континентального климата.

Для смежных с Дагестаном районов Восточной Грузии (Кахетинский хребет и Иорская низменность) нашими исследованиями истории лесов (Тумаджанов и Маргалитадзе, 1961; Тумаджанов и Гогичайшвили, 1969) показано, что во второй половине вюрма (радио-карбонная датировка 20 580±680 лет) растительность существенно отличалась от современной. Предгорья на высоте 500—600 м характеризовались здесь преобладающим распространением изреженных сосновых лесов (ландшафт холодной лесостепи), а широколиственные породы имели островное распространение. Сначала граб, а вслед за ним и бук стали приходить на смену соснякам в более высоких поясах гор и формировать пояс широколиственных лесов в среднем голоцене (5500—3450±270 лет), когда и был достигнут максимум облесения при наибольшем поднятии верхней границы лесов.

Не считаться с очевидным фактом особой суровости климата последней ледниковой эпохи в Дагестане было бы шагом назад от уже сложившихся совершенно правильных представлений (кстати, вполне опреде-

ленно сформулированных еще Я. С. Медведевым, 1915), и в данном вопросе безусловно правы те ботаники, которые объясняют этим явлением и некоторые другие особенности ксерофильной флоры Внутригорного Дагестана (Еленевский, 1966).

При решении вопроса об истории буковых лесов Высокогорного Дагестана следует обязательно учитывать высокое положение Бежитинской депрессии с наиболее низкими отметками 1400—1500 м, в то время как Алазано-Агричайская впадина, защищенная с севера высоким барьером Большого Кавказа, расположена на уровне 200—400 м над ур. м. Этим объясняется существование здесь одного из наиболее богатых убежищ лесной флоры, сохранившей в своем составе такие третичные реликты, как грецкий орех, лапину, дзелкву и др.

Наконец, для подкрепления своего мнения об изолированном островном расположении буковых лесов Высокогорного Дагестана, Львов воспользовался общим положением о верхнеплиоцен-четвертичном этапе геотектонического развития Дагестана, вполне удовлетворительно объясняющего его изоляцию и переход в реликтовое состояние флоры гипсоносных пустынь Внутригорного Дагестана (Тумаджанов, 1966 : 790). В данной работе мы писали «Что будучи поднята этими горообразовательными процессами, частично дислоцирована и отделена выдвинувшимися барьерами Передовых хребтов, северная часть Дагестана превращается в сильно расчлененную речными долинами и глубокими каньонами замкнутую горную страну, обрамленную по внешним склонам Передовых хребтов поясами широколиственных лесов и мезофильных субальпийских горных лугов». Таким образом, в лаконичной форме нами было показано, что поднятия Передовых хребтов способствовали созданию районов повышенного увлажнения и, следовательно, прогрессивно нараставшему в течение всего плейстоцена расширению широколиственных лесов, а не наоборот, их изоляции и переходу в островное положение.

В это же время существенные изменения претерпела лесная растительность и Высокогорного Дагестана. В результате тех же поднятий и смещения водораздела в зону южного склона Кавказа к Дагестану была причленена значительная территория системы северных отрогов и речных долин водораздельного хребта, замыкающего с севера Алазано-Агричайскую впадину. В связи с этим общая направленность в развитии растительности в плейстоцене здесь также характеризовалась утверждением господства мезофильных широколиственных лесов. Однако в климатических условиях позднего плейстоцена дальнейшему распространению буковых лесов был положен предел.

Только в голоцене буковые леса вновь расширили свой ареал и «вторично проникли в Дагестан лишь в послеледниковое время» (Тумаджанов, 1940 : 78) в доступные по условиям рельефа части Бежитинской депрессии. Так, в силу больших высот Главного хребта западная часть Бежитинской депрессии (Горная Тушетия), пограничная с наиболее богатой лесной растительностью верхней частью бассейна Кахетинской Алазани, несмотря на вполне благоприятные климатические условия, совершенно лишена ныне буковых и дубовых лесов. Таким образом, вряд ли могут возникнуть сомнения в том, что «если бы не орографическая изоляция, то волна широколиственных лесов захлестнула бы и эту часть территории Высокогорного Дагестана» (Тумаджанов, 1938 : 234). Основная голоценовая сукцессия лесной растительности Дагестана, состоящая в сменах сосновых лесов широколиственными, наложила сходный отпечаток на флористический состав как высокогорных, так и предгорных буковых лесов, что, впрочем, в одинаковой мере характеризует буковые леса Северного Кавказа в целом.

Обзор поставленных вопросов уместно закончить словами А. И. Толмачева, писавшего, что «без серьезного использования геологической основы не может быть серьезного исследования в области исторической фитогеографии, и трудно себе представить что либо более вредное, чем попытки „исторического“ теоретизирования, делаемые исключительно на

основе ботаникогеографических данных» (Толмачев, 1952 : 7). «Однако фитогеограф, — продолжает Толмачев, — не должен впадать в другую крайность и механически следовать за одними и теми же готовыми выводами геологов. Во всех случаях он должен сохранять способность и к вынесению самостоятельных суждений».

ЛИТЕРАТУРА

Ахвердов А. А. и В. А. Манаканян. (1963). *Pseudovesicaria digitata* (С. А. М.) Rupr. на горе Арагац в Армении. Изв. АН Арм. ССР, биолог. науки, 4. — Борисова А. Г. (1955). Флора СССР, 22. — Виленкин В. Л. и Н. В. Ковалев. (1957). Оазис ископаемой флоры в Трусовском ущелье. Природа, 1. — Галушко А. И. (1969). Флора западной части Центрального Кавказа, ее анализ и перспективы использования. Автореф. диссерт. — Гвоздецкий Н. А. (1963). Кавказ. Очерк природы. — Гроссгейм А. А. (1936). Анализ флоры Кавказа. — Гроссгейм В. А. (1950). О смещении Главного водораздела Большого Кавказа. Изв. ВГО, 3. — Гроссгейт Г. Э. (1962). Возраст термофильной реликтовой флоры широколиственных лесов Русской равнины, Южного Урала и Сибири в связи с палеогеографией плейстоцена и голоцена. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 67, 3. — Гроссет Г. Э. (1966). Антигляциализм в ботанической географии. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 71, 2. — Долуханов А. Г. (1969). Флора и растительность субнивальных ландшафтов верховий Большой Лиахви и Кельского нагорья (Центральный Кавказ). Бот. журн., 54, 11. — Еленевский А. Г. (1966). О некоторых замечательных особенностях флоры Внутреннего Дагестана. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 71, 5. — Карягин И. И. (1953). Флора Азербайджана, 4. — Львов П. Л. (1970). К распространению буковых лесов в Дагестане. Бот. журн., 55, 9. — Медведев Я. С. (1915). Растительность Кавказа. Опыт ботанической географии Кавказского перешейка. Тр. Тифлисск. бот. сада, 18, 1 и 2. — Милановский Е. Е., В. Е. Хаин, Н. В. Думитрашко. (1966). Геологическая история и формирование рельефа. В кн.: Кавказ, Природные условия и естественные ресурсы СССР. — Омаров Ш. Х. (1968а). О распространении широколиственных лесных элементов в Горном Дагестане. Научн. докл. Высш. школы, Биолог. науки, 9. — Омаров Ш. Х. (1968б). О лесной растительности Тляротинского района. В сб. научн. сообщ. Дагест. гос. унив., 2. — Поп Э. (1957). Палинологические исследования в Румынии и их главнейшие результаты. Бот. журн., 42, 3. — Толмачев А. И. (1952). О некоторых задачах и методах исторической фитогеографии. Ареал, 1. — Тумаджанов И. И. (1938). Леса Горной Тушетии. Тр. Тбилисск. бот. инст., 5. — Тумаджанов И. И. (1940). Бук и буковые леса в Нагорном Дагестане. Тр. Тбилисск. бот. инст., 7. — Тумаджанов И. И. (1961) История лесов Северного Кавказа в голоцене. В сб.: Вопросы голоцена. (К 6 Международн. конгр. ИНКВА). — Тумаджанов И. И. (1963). Опыт дробного геоботанического районирования северного склона Большого Кавказа. — Тумаджанов И. И. (1966). Древняя пустыня в Нагорном Дагестане. Бот. журн., 51, 6. — Тумаджанов И. И. (1968). *Veronica bogosensis* sp. nova m. — новый эндем верхнеальпийской аднивальной флоры Дагестана. ДАН Арм. ССР, 16, 3. — Тумаджанов И. И., Р. К. Беридзе. (1969). О видообразовании в ряде *Gentianoides* Boriss. рода *Veronica* L. Бот. журн., 54, 11. — Тумаджанов И. И. и Л. К. Гогичайшвили. (1969). Основные черты послехвалынской истории лесной растительности Иорской низменности Восточной Грузии. В сб.: Голоцен (К 8 Международн. конгр. ИНКВА). — Тумаджанов И. И. и Н. А. Маргалитадзе. (1961). История лесов Карталинского и Кахетинского хребтов в голоцене. Сообщ. АН ГрузССР, 27. — Федоров Ан. А. (1938). Дикие высокогорные горохи Кавказа. Тр. Биолог. инст. Арм. ФАН СССР, сер. биолог., 1. — Федоров Ан. А. (1952). История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. Матер. по четверт. периоду СССР, 3. — Hedge J. C. (1969). *Elburzia* — new Genus *Cruciferae* from Iran. Notes Royal Bot. Garden Edinburgh, 2. — Lang G. (1970). Florengeschichte und mediterran-mitteleuropaische Florenbeziehungen. Feddes Repert., 81, 1—5.

Институт ботаники
Академии наук
Грузинской ССР,
г. Тбилиси.

(Получено 11 III 1971).

SUMMARY

The present article considers floristic peculiarities of separate orographic zones in the high-mountain Daghestan. The congeneric links of the new endemic plant of the Daghestan flora (*Veronica bogosensis*), and also of a number of other upper-alpine plants are investigated.

The paper considers the ways of formation of contemporary areas of the upper-alpine plants in connection with the paleogeography of Pleistocene and Holocene, particularly with the translocation of the Main watershed towards the zone of the southern slope of the Caucasus. Correspondence of the distribution of upper-alpine floristic complexes to the island massifs of the Sideridge is specially emphasized.

On the basis of the new paleobotanic and other data a corollary is reached (first made by author previously — Tumajanov, 1940) about the Holocene expansion of beech forests from the tertiary Kakheti refuge to the northern Daghestan slope of the main ridge.

УДК 582+576.11] : 582.542.1

Н. Н. Цвелев

К СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ ОВСЯНИЦ (*FESTUCA* L.) ФЛОРЫ СССР. I. СИСТЕМА РОДА И ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

N. N. TZVELEV. ON THE TAXONOMY AND PHYLOGENY OF GENUS *FESTUCA* L. OF THE U. S. S. R. FLORA. I. THE SYSTEM OF THE GENUS AND THE MAIN TRENDS OF EVOLUTION

Род овсяница (*Festuca* L.) представлен в СССР 68 видами, многие из которых являются политипическими. Приводится перечень видов и подвидов флоры СССР, расположенных согласно принятой системе. Для рода *Festuca* в целом принимается политопное, но монофилетическое (вернее, парафилетическое) происхождение, которое связывается с ларамийским этапом орогенеза (конец мела). Предполагается, что первичные виды рода произрастали в открытых местообитаниях относительных высокогорий, но уже в палеогене сформировался целый ряд низкогорных и равнинных лесных видов секции *Subulatae* подрода *Schedonorus*, а также более специализированные лесные виды подрода *Drymanthele*. Одновременно шло формирование первичных видов подрода *Leucopoa*, приуроченных к открытым и слабо затененным каменистым местообитаниям. Их эволюция в дальнейшем шла в направлении приспособления ко все возрастающей аридизации более континентальных районов Евразии. Виды более продвинутой в эволюционном отношении секции этого подрода — *Breviaristatae* являются результатом дальнейшей крио- и ксерофилизации уже в значительной степени ксерофилизованных видов типовой секции *Leucopoa*. Для секции *Schedonorus* (*F. pratensis* и близкие виды), как и для подрода *Leucopoa*, предполагается происхождение непосредственно от произраставших на открытых местообитаниях высокогорных прототипов, а не через обитавшие в лесах предковые формы.

Род овсяница *Festuca* L. является не только одним из крупнейших родов семейства злаков (он содержит свыше 300 видов, распространенных во всех внетропических странах и в горных районах тропиков), но и родом, имеющим существенное хозяйственное значение. К нему принадлежат такие широко распространенные и уже давно введенные в культуру в качестве кормовых и газонных растений виды, как *F. pratensis* Huds. и *F. rubra* L., а типчак *F. valesiaca* Gaud. является эдификатором типчаковых степей, и в настоящее время еще занимающих большие площади не только в горных районах, но и на равнинах юга СССР. Немало эдификаторов растительных группировок и среди других овсяниц флоры СССР.

Отсюда вполне понятен значительный интерес к овсяницам со стороны целого ряда исследователей. Начало более глубокому изучению рода *Festuca* положила классическая монография Э. Хаккеля (Hackel, 1882), продолженная работами А. Сент-Ива (A. Saint-Yves). В СССР, кроме авторов обработки этого рода во «Флоре СССР» — В. И. Кречетовича и Е. Г. Боброва, овсяницами специально интересовались В. И. Дробов, В. В. Ревердатто, П. А. Смирнов, У. Ф. Кривотуленко, А. К. Скворцов. Г. А. Левитским и Н. Е. Кузьминой (1927) была выполнена первая крупная работа по кариосистематике овсяниц, а относительно недавно вышла очень содержательная статья Т. И. Серебряковой (1968), рассматривающая морфологию побегообразования у овсяниц в связи с их эволюцией. В последней работе имеется довольно полный обзор литературы

по систематике и эволюции овсяниц, на котором поэтому мы можем здесь не останавливаться.

Согласно нашим данным, в СССР представлены 68 видов овсяниц. Многие из них являются политипическими, так что общее число встречающихся в СССР таксонов видового и подвидового ранга достигает 98. Краткий обзор этих таксонов и ключ для их определения будут опубликованы в одном из томов ежегодника «Новости систематики высших растений», однако и здесь необходимо привести перечень этих таксонов, расположенных по принимаемой нами системе. Этот список во многом облегчит дальнейшее изложение, а, кроме того, позволит приводить вошедшие в него виды и подвиды без имени их авторов и без дополнительных разъяснений, касающихся их синонимики.

Принимаемая система естественно является еще несовершенной, так как она основывается главным образом на европейских видах. Между тем некоторые подроды и секции, кажущиеся вполне обособленными в Европе, теряют свою обособленность в Азии или Северной Америке, не говоря уже о Южной Америке, многочисленные овсяницы которой основательно изучены лишь в самое последнее время (Türpe, 1969). Недостаточная обособленность секций и подродов овсяниц говорит об относительно невысокой специализации рода в целом, но не может считаться достаточным основанием для отказа от всякой классификации рода. Ведь и многие крупные роды злаков (например, *Poa* L., *Puccinellia* Parl. и *Festuca* L.), взятые в мировом объеме, нечетко отграничены друг от друга и связаны промежуточными по признакам видами.

Можно отметить также, что линейное расположение таксонов вообще может дать лишь очень приблизительное представление о филогенетической системе этого рода.

I. СИСТЕМА ОВСЯНИЦ (*FESTUCA* L.) ФЛОРЫ СССР

Subgen. 1. *Drymanthele* Krecz. et Bobr. — Lectotypus: *F. drymeja* Mert. et Koch.

1. *F. drymeja* Mert. et Koch (=*F. montana* Bieb. 1819, non Savi, 1798). — 2. *F. altissima* All. (=*F. sylvatica* (Poll.) Vill. 1787, non Huds., 1762).

Subgen. 2. *Schedonorus* (Beauv.) Peterm. — Lectotypus: *F. pratensis* Huds.

Sect. 1. *Subulatae* Tzvel. sect. nova. — Auriculae desunt; germen apice dense pilosum. — Typus: *F. subulata* Trin.

3. *F. extremiorientalis* Ohwi.

Sect. 2. *Bromoides* Rouy. — Typus: *F. gigantea* (L.) Vill.

4. *F. gigantea* (L.) Vill.

Sect. 3. *Schedonorus*.

5. *F. pratensis* Huds. s. l.: a. subsp. *apennina* (De Not.) Hayek; b. subsp. *pratensis*. — 6. *F. arundinacea* Schreb. s. l.: a. subsp. *arundinacea*; b. subsp. *orientalis* (Hack.) Tzvel.; c. subsp. *interrupta* (Desf.) Tzvel. comb. nova (=*F. interrupta* Desf. 1798, Fl. Atl. 1 : 89; =*F. fenas* Lag.).

Subgen. 3. *Xanthochloa* (Krivot.) Tzvel. comb. nova. — *Festuca* sect. *Xanthochloa* Krivot. 1960, Бот. мат. (Ленинград) 20 : 64. — Typus: *F. karatavica* (Bunge) B. Fedtsch.

7. *F. karatavica* (Bunge) B. Fedtsch.

Subgen. 4. *Leucopoa* (Griseb.) Tzvel. comb. nova. — *Leucopoa* Griseb. 1852, in Ledeb. Fl. Ross. 4 : 383. — Typus: *F. sibirica* Hack. ex Boiss.

Sect. 1. *Amphigenes* (Janka) Tzvel. comb. nova. — *Amphigenes* Janka, 1860, Linnaea 30 : 619. — Typus: *F. carpatica* F. Dietr.

8. *F. carpatica* F. Dietr.

Sect. 2. *Leucopoa*.

9. *F. blepharogyna* (Ohwi) Ohwi (=*F. sichotensis Krivot.*). — 10. *F. hubsugulica* Krivot. — 11. *F. komarovii* Krivot. — 12. *F. schischkinii* Krivot. — 13.

F. sibirica Hack. ex Boiss. — 14. *F. olgae* (Regel) Krivot. — 15. *F. caucasica* (Boiss.) Hack. ex Trautv. — 16. *F. sclerophylla* Boiss. et Hohen.

Sect. 3. *Breviaristatae* Krivot. — Typus: *F. altaica* Trin.

17. *F. insularis* M. Pop. — 18. *F. altaica* Trin. — 19. *F. alatavica* (St.-Yves) Roshev. — 20. *F. bargusinensis* Malysch. — 21. *F. tristis* Kryl. et Ivanitzk. s. l.: a. subsp. *sajanensis* (Roshev.) Tzvel. comb. nova (=*F. sajanensis* Roshev., 1929, Изв. Главн. бот. сада СССР, 38 : 383); b. subsp. *tristis*.

Subgen. 5. *Festuca*. — Lectotypus: *F. ovina* L.

Sect. 1. *Variae* Hack. — Typus: *F. varia* Haenke.

22. *F. varia* Haenke s. l.: a. subsp. *woronowii* (Hack.) Tzvel. comb. nova (=*F. woronowii* Hack. 1912, Вестн. Тифл. бот. сада, 24 : 17); b. subsp. *brachystachys* (Hack.) Hegi (=*F. versicolor* Tausch).

Sect. 2. *Festuca*.

23. *F. djimilensis* Boiss. et Bal. — 24. *F. venusta* St.-Yves. — 25. *F. rubra* L. s. l.: a. subsp. *fallax* (Thuill.) Nym.: b. subsp. *rubra*; c. subsp. *baicalensis* (Griseb.) Tzvel. comb. nova (=*F. rubra* γ. *baicalensis* Griseb. l. c. : 352); d. subsp. *arenaria* (Osbeck) O. Schwarz; e. subsp. *arctica* (Hack.) Govor. (=*F. kirilovii* Steud.; =*F. eriantha* Honda; =*F. cryophila* Krecz. et Bobr.). — 26. *F. cretacea* T. Pop. et Proskor. (=*F. issatchenkoi* St.-Yves; =*F. cretacea* (Lavr.) Krecz. et Bobr.). — 27. *F. heterophylla* Lam. — 28. *F. picta* Kit. — 29. *F. chalcophaea* Krecz. et Bobr. (=*F. violacea* auct.). — 30. *F. amblyodes* Krecz. et Bobr. s. l.: a. subsp. *erectiflora* (Pavl.) Tzvel. comb. nova (=*F. erectiflora* Pavl. 1938, Бюлл. Моск. общ. исп. прир. отд. биолог., 41, 1 : 79); b. subsp. *amblyodes*. — 31. *F. amethystina* L. s. l.: a. subsp. *orientalis* Krajina. — 32. *F. jacutica* Drob. s. l.: a. subsp. *jacutica*; b. subsp. *nutans* (Malysch.) Tzvel. comb. nova (=*F. jacutica* var. *nutans* Malysch. 1955, Высокогорн. фл. Вост. Саяна: 70). — 33. *F. bornmülleri* (Hack.) Krecz. et Bobr. (=*F. kotschyi* (Hack.) Grossh. quoad nom.). — 34. *F. coelestis* (St.-Yves) Krecz. et Bobr. — 35. *F. buschiana* (St.-Yves) Tzvel. comb. nova (=*F. rubra* subsp. *buschiana* St.-Yves, 1932, Candollea 5 : 125; =*F. frigida* auct.). — 36. *F. alaica* Drob. s. l.: a. subsp. *alaica* (=*F. borissii* Reverd.); b. subsp. *pamirica* (Tzvel.) Tzvel. comb. nova (=*F. pamirica* Tzvel. 1960, Бот. мат. (Ленинград) 20 : 422). — 37. *F. sommieri* Litard. (=*F. longearistata* (Hack.) Somm. et Levier, 1897, non Walp. 1849). — 38. *F. baffinensis* Polun. — 39. *F. brevissima* Jurtz. — 40. *F. hyperborea* Holmen. — 41. *F. brachyphylla* Schult. et Schult. f. — 42. *F. vivipara* (L.) Smith. — 43. *F. saximontana* Rydb. s. l.: a. subsp. *purpusiana* (St.-Yves) Tzvel. comb. nova (=*F. ovina* subsp. *saximontana* var. *purpusiana* St.-Yves, 1925, Candollea 2 : 247). — 44. *F. chionobia* Egor. et Sipl. — 45. *F. auriculata* Drob. s. l.: a. subsp. *auriculata*; b. subsp. *mollissima* (Krecz. et Bobr.) Tzvel. comb. nova (=*E. mollissima* Krecz. et Bobr. 1934, Фл. СССР, 2 : 512, 770). — 46. *F. kolesnikovii* Tzvel. sp. nova (=*F. auriculatam* s. l. affinis sed sclerenchima strata subepidermali prope laminarum medium crassiore disposita; fasciculi vasculares in numero 5. Typus: «Sichote-Alinj australis, jugum Taczinzcshan prope pag. Chingouza, in rupibus prope mare, 20 VIII 1936, n° c8, B. Kolesnikow» — LE). — 47. *F. tschujensis* Reverd. — 48. *F. lenensis* Drob. s. l.: a. subsp. *lenensis*; b. subsp. *albifolia* (Reverd.) Tzvel. comb. nova (=*F. albifolia* Reverd. 1936, Сист. зам. Герб. Томск. унив., 3 : 2). — 49. *F. igoschiniae* Tzvel. sp. nova (=*F. ovina* var. *yarochenkoi* St.-Yves, 1932, l. c.: 104, quoad pl. ural.; =*F. kryloviana* auct. fl. ural., non Reverd. Planta 20—50 cm alt., dense caespitosa; laminae 0.6—1 mm in diam., extus laeves vel sublaeves, fasciculis vascularibus vulgo in numero 7, sclerenchimaticis vulgo in numero 3, rarius 5—7; vaginae innovationum usque ad 1/3—1/2 integrae; spiculae pallide virides, sed saepe roseo-violaceo tinctae. Typus: «Bashkiria, jugum Mashak, mons Shirokaja, in tundra lichenosa, 10 VII 1958, K. Igoschina» — LE). — 50. *F. trachyphylla* (Hack.) Krajina (=*F. duriuscula* auct.; =*F. longifolia* auct.). — 51. *F. kryloviana* Reverd. — 52. *F. transcaucasica* (St.-Yves) Tzvel. comb. nova. (=*F. ovina* subsp. *laevis* var. *marginata* subvar. *trans-*

caucasica St.-Yves, 1932, l. c.: 115; =*F. kotschyi* (Hack.) Grossh. quoad pl.). — 53. *F. rupicola* Heuff. s. l.: a. subsp. *rupicola*; b. subsp. *brunnescens* Tzvel. subsp. nova (Spiculae brunneo-virides; planta 20—50 cm alt. Typus: «Fl. Sevanensis, prope Elenovka, mons Bogu-das, 20 VI 1927, A. Schelkovnikov et E. Kara-Murza» — LE); c. subsp. *saxatilis* (Schur) Tzvel. comb. nova (=*F. saxatilis* Schur, 1866, Enum. Pl. Transsilv.: 791; =*F. laevis* auct.); d. subsp. *kirghisorum* Kätsch. subsp. nova (=*F. kirghisorum* Katsch. 1950, Тр. Биолог. инст. Кирг. фил. АН СССР, 3 : 89, descr. ross.; spiculae brunneo-virides; planta 50—80 cm alt. Typus: «Prov. Tianj-Schanj, distr. Dzhumgal, fl. Min-Dzhilke, 25 VI 1938, Popova et Michajlova» — LE). — 54. *F. callieri* (Hack.) Markgr. s. l.: a. subsp. *callieri*; b. subsp. *uralensis* Tzvel. subsp. nov. (Laminae virides, rigidiuscula. Typus: «Systema fl. Peczora, fl. Tschugor, Uldar-Kyrta, in rupibus calcareis, 12 VII 1905, R. Pohle» — LE). — 55. *F. valesiaca* Gaud. s. l.: a. subsp. *valesiaca*; b. subsp. *musbelica* (Reverd.) Tzvel. comb. nova (=*F. kryloviana* var. *musbelica* Reverd. 1927, Сист. зам. Герб. Томск. унив. 2 : 4); c. subsp. *hypsophila* (St.-Yves) Tzvel. comb. nova (=*F. ovina* subsp. *sulcata* var. *hypsophila* St.-Yves, 1932, l. c.: 111). — 56. *F. pseudosulcata* Drob. s. l.: a. subsp. *pseudosulcata*; b. subsp. *litvinovii* (Tzvel.) Tzvel. comb. nova (=*F. pseudosulcata* var. *litvinovii* Tzvel. 1968, Раст. Центр. Азии 4 : 170); c. subsp. *kamtschatica* (St.-Yves) Tzvel. comb. nova (=*F. ovina* subsp. *laevis* var. *kamtschatica* St.-Yves, 1928, Candollea 3 : 365). — 57. *F. kolymensis* Drob. — 58. *F. dahurica* (St.-Yves) Krecz. et Bobr. — 59. *F. polita* (Halacsy) Tzvel. comb. nova (=*F. ovina* a. *polita* Halacsy, 1904, Consp. Fl. Graeca 3 : 401). — 60. *F. skvortzovii* E. Alexeev. — 61. *F. wolgensis* P. Smirn. s. l.: a. subsp. *wolgensis*; b. subsp. *arietina* (Klok.) Tzvel. comb. nova (=*F. arietina* Klok. 1950, Бот. мат. (Ленинград) 12 : 57). — 62. *F. cinerea* Vill. s. l.: a. subsp. *pallens* (Host) Stohr; b. subsp. *psammophila* (Hack. ex Čelak.) Stohr. — 63. *F. vaginata* Waldst. et Kit. — 64. *F. beckeri* (Hack.) Trautv. s. l.: a. subsp. *sabulosa* (Anderss.) Tzvel.; b. subsp. *beckeri*; c. subsp. *polesica* (Zapal.) Tzvel. — 65. *F. tenuifolia* Sibth. (=*F. capillata* Lam. nom. illeg.). — 66. *F. ovina* L. s. l.: a. subsp. *ovina*; b. subsp. *elata* (Drob.) Tzvel. comb. nova (=*F. ovina* var. *elata* Drob. 1915, Тр. Бот. муз. Акад. наук 14 : 153); c. subsp. *sphagnicola* (B. Keller) Tzvel. comb. nova (=*F. sphagnicola* B. Keller, 1928, Зап. Воронежск. сельскохоз. инст. 11 : 78); d. subsp. *ruprechtii* (Boiss.) Tzvel. comb. nova (=*F. ovina* subsp. *laevis* var. *ruprechtii* Boiss. 1884, Fl. Or. 5 : 619); e. subsp. *supina* (Schur) Hegi.

Виды неясного родства

67. *F. polonica* Zapal. — 68. *F. porcii* Hack.

II. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ В РОДЕ *FESTUCA* L.

Как мы уже упоминали выше, род *Festuca* имеет в настоящее время очень широкое распространение, отсутствуя лишь в равнинных и низкогорных районах тропиков, а также в некоторых пустынях. Только в Аргентине без Патагонии встречаются 32 вида этого рода, из которых почти все являются эндемами Южной Америки (Türpe, 1969). Среди них имеются как широколистные виды, по-видимому принадлежащие к секции *Subulatae*, так и узколистные виды секции *Festuca*, в том числе близкая к *F. ovina* s. l. *F. magellanica* Lam. Из 5 видов Южной Африки 4 являются ее эндемами, причем наиболее распространенный из них — *F. scabra* Vahl может быть отнесен к секции *Leucopoa*, а вид *F. caprina* Nees из секции *Festuca* является доминантом степных группировок Драконовых гор на высотах от 1500 до 3000 м (Chippindal, 1955). 9 видов овсяниц являются эндемами Австралии и Тасмании (Vickery, 1939), причем среди них имеются как виды секции *Festuca* (например, *F. plebeja* R. Br. и *F. asperula* Vickery), так и виды *F. scirpoidea* F. Muell.

и *F. littoralis* Labill., образующие эндемичные для Австралии и Новой Зеландии подроды.

В горах Восточной Тропической Африки овсяницы представлены 10 видами, из которых 1 интродуцирован, а 9 являются африканскими эндемами, обитающими на высотах свыше 2000 м (Clayton, 1970). Большинство эндемичных видов принадлежит здесь, по-видимому, к секции *Festuca*, но имеются и широколистные лесные виды *F. simensis* A. Rich. и *F. mekiste* W. D. Clayton, близкие к евразиатской *F. gigantea*. Можно упомянуть также циркумполярно распространенный антарктический вид секции *Festuca* — *F. contracta* T. Kirk, в ареал которого входят Огненная Земля, Патагония, Фолклендские острова, о. Кергелен, о. Южная Георгия и о. Макуори (Zotov, 1965).

Время и место происхождения овсяниц, как и ряда других «фестукоидных» родов (*Poa* L., *Puccinellia* Parl., *Deschampsia* Beauv., *Trisetum* Pers. и др.), имеющих подобное же распространение, установить чрезвычайно трудно. Ведь, учитывая современные представления о времени образования океанических впадин между раздвигавшимися континентальными блоками, а также сложившееся мнение о невозможности существования каких-либо «мостов» суши через моря и океаны с океаническим строением земной коры, следовало бы допустить, что общий предок рода — первичная *Festuca* существовал не позднее середины мела, однако и в этом случае объяснить его прошлые миграции через равнинные тропики, где в настоящее время обитают лишь значительно более специализированные злаки из других триб, также нелегко. Поэтому, с нашей точки зрения, не только возможно, но и более вероятно политопное формирование рода в конце мела—начале палеогена из ранее существовавшей на разных континентах группы относительно близкородственных слабо специализированных видов, давших начало и современным высокоспециализированным злакам тропиков. Если все эти предки овсяниц принадлежали к одному роду, а признаки рода *Festuca* приобретались постепенно, в результате направленного ортогенетического развития в понимании М. С. Гилярова (1970), то происхождение овсяниц следует считать не полифилетическим, а парафилетическим (Тимофеев-Ресовский и др., 1969 : 238—239). Род *Festuca* не может считаться в этом случае исключением, так как парафилия была, по-видимому, обычным способом формирования больших систематических групп рангом выше вида.

Гипотезу горного происхождения овсяниц принимают многие авторы, начиная с Сент-Ива (Saint-Yves, 1930), который совершенно правильно указал на то обстоятельство, что число равнинных видов в этом роде невелико и почти все они связаны тесным родством с горными и даже высокогорными видами. Имеющиеся в настоящее время данные по хромосомным числам (здесь и ниже они цитируются по новейшей сводке «Хромосомные числа цветковых растений», 1969) также говорят о горном происхождении овсяниц. Отсутствующие в горах равнинные виды, как правило, оказываются полиплоидными, и очень вероятно, что они являются стабилизировавшимися путем амфиплоидии и интрогрессии гибридами, возникшими при скрещивании распространявшихся навстречу друг другу горных по происхождению видов. На наш взгляд, гибридное происхождение имеют, например, *F. arundinacea* s. l. с 2n=42 и *F. trachyphylla* с 2n=42. О горном происхождении овсяниц говорит и широкое распространение их в горах тропиков, на равнинах и в низкогорьях которых они, на наш взгляд, вообще никогда не встречались.

Таким образом, представляется наиболее вероятным, что формирование уже не существующих в настоящее время первичных видов овсяниц происходило автохтонно и политопно путем параллельной эволюции (парафилия) из слабо специализированных предков, вероятно, приближавшихся по строению колосков к современным бамбукам из трибы *Arundinarieae* (*Sasa* Makino et Shibata и др.); этот процесс происходил одновременно с ростом гор в один из периодов орогенеза. Вполне возможно,

например, связывать происхождение овсяниц с ларамийским орогенезом в конце мелового периода, проявившимся преимущественно на прилежащих к Тихому океану частях материков (Дашкевич, 1969). Это предположение довольно хорошо согласуется с обилием относительно примитивных овсяниц в Восточной Азии и Америке.

Интересно, что при этом в Австралии и Новой Зеландии, вероятно, уже в начале палеогена сформировался один из наиболее обособленных подродов овсяниц, представленный литоральной *F. littoralis* Labill. с близкими видами — *Festuca* subgen. *Austrofestuca* Tzvel. subgen. nov. (Lemmata carinata, callo rigide piloso. Typus: *F. littoralis* Labill.). По килеватым нижним цветковым чешуям он приближается к подроду *Leucopoa*, некоторые виды которого он напоминает и внешне; но, в отличие от встречающихся в СССР подродов овсяниц, принадлежащие к нему виды имеют венец из жестких волосков на каллусе нижних цветковых чешуй. Хотя этот подрод несомненно является высокоспециализированным, последний признак может быть признан более примитивным и сохранившимся вследствие мозаичной эволюции. Точно так же вследствие мозаичной эволюции этот признак сохранился и у очень близкого к роду *Festuca* олиготипного европейско-переднеазиатского рода *Bellardiochloa* Chiov., подтрибы *Festucinae*, ранее ошибочно помещенного нами (Цвелев, 1968) в подтрибу *Poinae*.

По-видимому, уже в палеогене из спустившихся с гор на песчаные и галечниковые литорали Тетиса ветвей общего с *Festuca* ствола начал формироваться другой очень близкий к овсяницам, но содержащий лишь однолетние виды род *Vulpia* C. C. Gmel. Массовое возникновение весенних эфемеров, берущих начало от филумов, общих с другими многолетними родами «фестукоидных» злаков, на наш взгляд, вообще осуществлялось главным образом на палеогеновых литоралях эпиконтинентального Тетиса, которым мы (Цвелев, 1969), следуя М. М. Ильину (1947), склонны придавать очень существенное формообразующее значение. В палеогене сформировался и эндемичный для гор Тропической Африки (включая Мадагаскар) род *Pseudobromus* Schum., очень близкий по строению колосков к секции *Subulatae* рода *Festuca*, но отличающийся от нее еще более широкими листовыми пластинками, жилки которых связаны поперечными анастомозами. Подобно широколистным овсяницам тропиков, виды этого рода встречаются в горных лесах на высотах свыше 2000 м (Clayton, 1970).

Многие авторы (например, Серебрякова, 1968) склонялись к мысли, что первичные овсяницы были лесными видами, и это предположение, казалось бы, подтверждается относительно большей примитивностью современных лесных видов по сравнению с видами открытых местообитаний. Однако не следует забывать, что первичные овсяницы должны были быть менее специализированными по сравнению со всеми современными видами, и экологические условия, в которых обитают их более специализированные, хотя и примитивные по ряду признаков потомки, совсем не обязательно должны совпадать с условиями местообитаний их вымерших предков.

С нашей точки зрения, более вероятно, что первичные слабо специализированные овсяницы обитали на горных лугах в верхней части лесного пояса и над ним. В конце мела—начале палеогена климатические условия на большей части континентов были значительно более влажными и более теплыми, чем в настоящее время. Поэтому у верхней границы лесного пояса, вероятно, господствовала густая облачность с туманами и частыми дождями. Климат высокогорий, по-видимому, напоминал в этом отношении климат современных Командорских или Курильских островов, злаки которых, как правило, отличаются крупными общими размерами и широколистностью.

Исходя из этого, можно объяснить и первичность у овсяниц (как и у других «фестукоидных» злаков) такого признака, как густоволосистая завязь. Волоски в этом случае могли быть одним из средств защиты за-

вязи от чрезмерного переувлажнения и переохлаждения. В процессе дальнейшей эволюции овсяниц эта особенность естественно долго сохранялась у мезофильных лесных видов и у ряда очень рано и высоко специализировавшихся видов каменистых местообитаний (подрод *Leucopoa*); в то же время ксероморфогенез и криоморфогенез вполне закономерно привели к утрате опушения завязи, что можно считать проявлением общей тенденции к уменьшению испаряющей поверхности.

Таким образом, имеются основания предполагать, что первичные овсяницы были довольно высокими широколистными рыхлокустовыми травами, обитавшими на открытых, сильно увлажняемых (но не болотистых) местообитаниях. В дальнейшем их эволюция могла протекать одновременно в нескольких направлениях. С одной стороны, овсяницами осваивались ниже расположенные хвойные и лиственные леса, в результате чего возникли современные мезофильные лесные виды, с другой стороны, эволюция их шла в направлениях ксероморфогенеза и криоморфогенеза: осваивались скалы и осыпи, условия обитания на которых даже при очень влажном климате характеризуются слабой увлажненностью субстрата, а также еще не занятые растительностью более высокогорные участки. От первичных овсяниц берут начало и те филумы, которые приспособились к условиям обитания на аллювиальных почвах вдоль горных водотоков и позднее одни из первых спустились на равнины, расселяясь здесь вдоль рек и по побережьям более крупных водоемов.

В дальнейшем основным направлением эволюции овсяниц естественно стал ксероморфогенез (Hackel, 1882), поскольку это направление соответствовало общей тенденции изменения климата на Земле в сторону усиления его континентальности (уменьшение облачности и усиление яркости солнечного света, более значительные сезонные колебания климата, расширение аридных зон и т. п.). В то же время многие из эволюционных линий овсяниц, осваивавших леса, постепенно становились эволюционными тупиками.

Подрод *Drymanthele* (секция *Phaeochloa* Griseb. s. str.), вероятно, является одним из наиболее древних подродов овсяниц. С этим согласны все авторы, интересовавшиеся эволюцией овсяниц, начиная с Хаккеля (1882). Однако наибольшую древность современных таксонов нельзя отождествлять с их наибольшей примитивностью. Это различные понятия, причем, как мы отмечали раньше (Цвелев, 1970), древние современные таксоны всегда являются высоко специализированными и лишь вследствие мозаичной эволюции часто обладают легко бросающимися в глаза примитивными признаками. Подрод *Drymanthele* представлен в настоящее время лишь двумя реликтовыми евразиатскими (но европейскими по происхождению) лесными видами: *F. drymeja* и *F. altissima*, биоморфология которых очень основательно изучена Т. И. Серебряковой (1968). Американские виды, которые Ю. Д. Клеопов (1941) сближает с этими видами, правильнее относить к секции *Subulatae*, промежуточной между другими секциями подрода *Schedonorus* и подродом *Drymanthele*.

Мы согласны с Серебряковой (1968) и другими авторами, считающими диплоидный (с 2n=14) вид *F. drymeja* более примитивным по сравнению с гексаплоидным (с 2n=42) видом *F. altissima*. В пользу большей примитивности *F. drymeja* свидетельствуют также нижние цветковые чешуи с 5 (а не 3) жилками, покрытые очень короткими (почти бугорковидными) шипиками. У *F. altissima* эти трихомы вторично удлинились до щетинковидных шипиков, вероятно в результате перехода от обитания в более сухих горных лесах древнесредиземноморского типа к обитанию в более влажных равнинных лесах тургайского типа. Возраст *F. drymeja* часто принимается за неогеновый, однако мы предполагаем, что этот вид сформировался в низкогорьях Европы и островов Тетиса еще в палеогене. Присутствие у этого вида длинных ползучих подземных побегов, обычно свойственное светолюбивым злакам, розеткообразование (Серебрякова, 1968) и относительная ксероморфность делают вполне вероятным предположение, что непосредственные предки этого вида были скальными

растениями. Об этой скальной фазе эволюции *F. drymeja* можно отчасти судить по весьма древнему скальному виду *F. carpatica* из секции *Amphigenes* (также европейской), который, подобно *F. drymeja*, имеет хорошо развитые корневища и кожистые чешуевидные листья, но является значительно более ксерофилизованным.

Гексаплоидная *F. altissima*, на наш взгляд, возникла в результате гибридизации *F. drymeja* или ее менее специализированного предка с каким-либо из видов секции *Subulatae*, продвигавшихся вместе с листопадными лесами тургайского типа на запад и юг Евразии из Сибири и Северной Америки. Стабилизировавшиеся путем амфиплоидии гибридные популяции оказались более холодостойкими, чем *F. drymeja*, и более засухоустойчивыми по сравнению с другим предковым видом; вследствие этого *F. altissima* не только сохранилась во время прогрессировавшей деградации тургайских лесов в течение плиоцена, но и широко распространилась на север во время послеледникового климатического оптимума голоцена, когда один из ее предков — *F. drymeja* оставался в горных присредиземноморских районах (включая Кавказ), а другой предок уже вымер или сохранился лишь где-то в убежищах Восточной Азии или Северной Америки. В настоящее время *F. altissima* распространена очень спорадично, но доходит на севере до Великобритании, Южной Швеции, Эстонии, Псковской и Пермской областей, где ее местонахождения являются реликтовыми со времени послеледникового климатического оптимума.

Современные виды подрода *Schedonorus* в отличие от видов предыдущего подрода, являются более молодыми и менее специализированными. Это можно объяснить тем, что лесные виды секций *Subulatae* и *Bromoides*, входящие в этот подрод, не проходили при своем формировании скально-осыпной фазы эволюции, а виды секции *Schedonorus* долго эволюировали в первичных для овсяниц условиях нагорных лугов и только в миоцене начали спускаться на равнины по горным водотокам.

Виды секции *Subulatae* еще сохранили подобно подроду *Drymanthele* густое опушение на верхушке завязи. В настоящее время они довольно многочисленны, но встречаются главным образом в убежищах третичной флоры на востоке Азии и в Северной Америке. К этой секции принадлежат также несколько широколистных лесных видов Южной Америки (один из них даже присоединяется в качестве разновидности к североамериканской *F. subulata*), а также гор Индонезии и о-ва Тайвань. Лишь один вид этой секции — *F. extremiorientalis* в качестве реликта листопадных лесов тургайского типа сохранился в СССР — на юге Дальнего Востока и в немногих пунктах Южной Сибири. Вряд ли можно сомневаться в том, что подобно многим древесным и кустарниковым видам тургайских лесов многие из современных видов секции *Subulatae* были широко распространены в неогеновых лесах Евразии, но позднее здесь вымерли или значительно сократили свой ареал в результате плиоцен-плейстоценового похолодания климата и одновременного расширения аридной зоны.

Широко распространенный в СССР и Западной Европе лесной вид секции *Bromoides* — *F. gigantea* занимает промежуточное положение между секциями *Subulatae* и *Schedonorus*; он имеет длинные ости и общий облик, как у видов секции *Subulatae*, а ушки на листьях и голую завязь, как у видов секции *Schedonorus*. Высокое хромосомное число — 2n=42 свидетельствует о гибридном происхождении этого вида, хотя он является достаточно древним и имеет по меньшей мере плиоценовый возраст. Можно предполагать, что этот вид, как и близкие к нему африканские виды, возник в результате стабилизации (путем амфиплоидии) гибридов одного из видов секции *Subulatae* (скорее всего, *F. extremiorientalis* с 2n=28), обитавшего в неогеновых лесах тургайского типа, со спустившейся в неогене с гор *F. pratensis* (2n=14). Отсюда типично «луговые» черты *F. gigantea* при обитании на вырубках и опушках, а также более быстрое развитие этого вида на первых этапах онтогенеза, приближающее ее к луговым рыхлокустовым злакам (Серебрякова,

1968 : 26). В пользу гибридного происхождения *F. gigantea* говорит и большое сходство ее ареала с ареалом *F. pratensis*: оба вида одинаково широко распространены в Европе и горных районах Передней и Средней Азии, а в Сибири доходят до Байкала, встречаясь там очень спорадично.

В близкой к секции *Bromoides* луговой секции *Schedonorus* центральное место занимает диплоидный (2n=14) вид *F. pratensis*. Его диплоидность совсем не обязательно свидетельствует о большой древности, а лишь говорит о длительной эволюции на диплоидном уровне в условиях изоляции от физиологически совместимых с ним видов. Формирование его, по-видимому, происходило из менее специализированного предкового вида по мере роста гор альпийского орогенеза на территории Европы. Вероятно, лишь к концу миоцена или в начале плиоцена его популяции стали спускаться по лужайкам и галечникам горных водотоков на равнины, а к концу плиоцена этот вид распространился на восток до Прибайкалья вместе с многими другими лесными и луговыми видами европейского происхождения. Можно отметить, что более примитивным признаком — присутствием остей на нижних цветковых чешуях — обладают высокогорные европейские популяции этого вида, составляющие подвид *F. pratensis* subsp. *apennina*, что также говорит о высокогорном происхождении вида в целом.

Хотя виды секции *Schedonorus* имеют голую завязь — признак относительной продвинутости, присутствие у них ланцетных ушков на верхушке листовых влагалищ является, по-видимому, примитивным признаком, унаследованным от далеких менее специализированных предков, так как в настоящее время он свойствен многим бамбукам и таким более примитивным трибам подсем. *Pooideae*, как *Triticeae* и *Bromeae*.

Более высокие хромосомные числа, приводимые для *F. arundinacea* s. l. (обычно 2n=42), свидетельствуют о гибридном происхождении этого вида, причем гибридизация в этом случае должна была происходить на более или менее засоленных лужайках близ морского побережья и на месте бывших эпиконтинентальных водоемов. Одним из предков этого вида могла быть спустившаяся с гор *F. pratensis*, а другим — даже вид другого рода (например, один из галофильных видов рода *Elytrigia* Desf.). Образование трех подвидов этого вида: приатлантического — subsp. *arundinacea*, средиземноморского — subsp. *interrupta* и восточного континентального — subsp. *orientalis* могло происходить политопно.

Принадлежащие к третьему подроду *Xanthochloa* среднеазиатская *F. karatavica* и афганская *F. griffithiana* (St.-Yves) Krivot. занимают очень обособленное положение в роде, что совершенно правильно отмечено У. Ф. Кривотуленко (1953). Это очень древняя (вероятно, палеогенового возраста) и высоко специализированная к обитанию на осыпях и скалах группа видов, ареал которой всегда ограничивался горными районами Средней Азии и прилежащих к ней стран.

Древнюю ксерофильную линию эволюции первичных мезофильных овсяниц представляют и виды следующего подрода *Leucopoa*, основательно изученного Кривотуленко (1953). Формирование этого подрода, по-видимому, происходило в палеогене и шло параллельно во внутриконтинентальных районах Азии, где в настоящее время сосредоточено наибольшее количество видов, в Южной Европе и Южной Африке (один вид — *F. scabra* Vahl) в результате приспособления к обитанию на скалах и осыпях в пределах более или менее разрушившихся гор ларамийского и более древних орогенезов. В состав растительности саванн палеогеновой аридной зоны Евразии виды этого подрода, по-видимому, не входили, как и виды других подродов овсяниц.

F. carpatica и немногие другие виды европейской секции *Amphigenes* являются однодомными растениями и характеризуются присутствием ползучих подземных побегов, одетых кожистыми чешуевидными листьями. Более тесно связана с типичными азиатскими двудомными видами секции *Leucopoa* небольшая группа также однодомных европейско-переднеазиатских видов, к которой принадлежит встречающаяся на Кав-

казе *F. sclerophylla.* Кривотуленко (1953) считает эту группу наиболее близкой к исходным для всего подрода предкам, однако некоторые восточноазиатские виды секции *Leucopoa*, например *F. blepharogyna*, несмотря на двудомность, являются по совокупности признаков не менее примитивными, чем *F. sclerophylla.*

Направления эволюции азиатских видов секции *Leucopoa* достаточно полно выявлены Кривотуленко (1953), и они вполне совпадают с проявлениями ксероморфогенеза в пределах всего рода: от вневлагалищного побегообразования к внутривлагалищному, от широких и плоских листовых пластинок без выступающих ребер к узким вдоль свернутым или вдоль сложенным листовым пластинкам с сильно выступающими с верхней стороны ребрами. Анатомия листовых пластинок в пределах секции остается еще примитивной: значительное и непостоянное число жилок, склеренхимные тяжи располагаются как с нижней, так и с верхней стороны пластинок против сосудистых пучков. Завязь на верхушке всегда густоволосистая, число жилок нижних цветковых чешуй у некоторых видов сокращается до трех. Не вполне ясно эволюционное значение килеватости нижних цветковых чешуй — одного из основных признаков подрода *Leucopoa*, в какой-то степени сближающего его с родом *Poa* L. Более вероятно, что этот признак, как и характерные для подрода *Leucopoa* почти целиком перепончатые колосковые чешуи, является вторичным по сравнению с закругленными на спинке нижними цветковыми чешуями и может рассматриваться как проявление более высокой специализации.

Выделенная У. Ф. Кривотуленко секция *Breviaristatae* очень тесно примыкает к азиатской группе видов секции *Leucopoa.* Несмотря на однодомность, она является более продвинутой в эволюционном отношении по сравнению с секцией *Leucopoa*, так как имеет только внутривлагалищные побеги, более узкие вдоль сложенные листовые пластинки и почти голую на верхушке завязь. Очень вероятно, что принадлежащие к ней виды сформировались из палеогеновых предков во время роста гор альпийского орогенеза в результате дальнейшего криоксероморфогенеза; их предки, видимо, были очень близки к современным менее специализированным видам секции *Leucopoa*, но оставались однодомными растениями. О близком родстве секций *Breviaristatae* и *Leucopoa* говорит и существование промежуточного между ними прибайкальского вида *F. insularis*, вероятно возникшего от гибридизации *F. altaica* с *F. hubsugulica.* В то же время один из видов секции *Breviaristatae* — *F. tristis* значительно уклоняется в сторону подрода *Festuca* и, быть может, даже заслуживает переноса в этот подрод. Проникновение некоторых видов секций *Leucopoa* и *Breviaristatae* на равнины Северной Азии, вероятно, следует относить к концу плиоцена или плейстоцену.

Следует отметить, что секция *Breviaristatae* представлена несколькими видами и в Кордильерах Северной Америки, а секции *Leucopoa* там в значительной степени соответствует очень близкий к овсяницам вид монотипного рода (или подрода рода *Festuca*?) *Hesperochloa* (Piper) Rydb. Мы склонны считать, что эндемичные североамериканские виды секции *Breviaristatae* формировались автохтонно и параллельно с азиатскими, хотя возможность проникновения предков последних в Северную Америку через Берингию не исключена.

Эволюция самого крупного и наиболее широко распространенного типового подрода *Festuca*, ареал которого совпадает с ареалом рода, заслуживает рассмотрения в особой статье.

ЛИТЕРАТУРА

Гиляров М. С. (1970). Закономерности и направления филогенеза. Журн. общ. биолог., 31, 2. — Дашкевич З. В. (1969). Палеогеография. — Ильин М. М. (1947). Флора литоралей и пустынь в их взаимосвязях. Сов. бот., 15, 5. — Клеопов Ю. Д. (1941). Основные черты развития флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Мат. по ист. фл. и растит. СССР, 1. — Кречето-

вич В. И. и Е. Г. Бобров. (1934). Род *Festuca* L. В кн.: Флора СССР, 2. — Кривотуленко У. Ф. (1953). Систематика, география и филогения видов секции *Leucopoa* (Griseb.) Kriv. рода *Festuca* L. Диссерт. БИН, Л. — Левитский Г. А. и Н. Е. Кузьмина. (1927). Кариологический метод в систематике и филогенетике рода *Festuca*. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 17.— Серебрякова Т. И. (1968). Побегообразование и жизненные формы некоторых овсяниц (*Festuca* L.) в связи с их эволюцией. В сб.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. — Тимофеев-Ресовский Н. В., Н. Н. Воронцов и А. В. Яблоков. (1969). Краткий очерк теории эволюции. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Под ред. Ан. А. Федорова. — Цвелев Н. Н. (1968). Система злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Бот. журн., 53, 3. — Цвелев Н. Н. (1969). Некоторые вопросы эволюции растительного мира и гипотеза «расширяющейся Земли». Бюлл. МОИП, отд. биолог., 74, 4. — Цвелев Н. Н. (1970). О направлениях соматической эволюции покрытосеменных растений. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 75, 2. — Chippindal K. A. (1955). The grasses and pastures of South Africa. P. I. A Guide to the identification of grasses in South Africa. — Clayton W. D. (1970). *Gramineae* (P. 1). In: Flora of Tropical East Africa. — Hackel E. (1882). Monographia Festucarum Europearum. — Saint-Yves A. (1930). Aperçu sur la distribution géographique des *Festuca* (subgen. *Eufestuca*). Candollea, 4. — Türpe A. M. (1969). Las especies argentinas de *Festuca* (excluidas las patagonicas). Darwiniana, 15, 1—2. — Vickery J. W. (1939). Revision of the indigenous species of *Festuca* Linn. in Australia. Contrib. New South Wales Nat. Herb., 1, 1. — Zotov V. D. (1965). Grasses of the subantarctic islands of the New Zealand region. Records Domin. Mus. Wellington, 5, 15.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 18 III 1971).

SUMMARY

The genus *Festuca* L. is presented in the USSR by 68 species. belonging to 5 subgenera. The genus as a whole is considered to be of polytopic, but monophyletic, or, more precisely, paraphyletic origin, which is thought to be connected with laramian period of orogenesis (end of cretaceous period). The primary species of the genus are supposed to have been inhabiting open and comparatively upper-alpine places, but already in Palaeogene a number of low mountain and plane forest species of section *Subulatae*, subgenus *Schedonorus* have been formed as well as the more specialized forest species of subgenus *Drymanthele*. At the same time the formation of primary species of subgenus *Leucopoa* took place, located in open and slightly shaded rocky regions of inhabitance. Their evolution went in the direction of still further adaptation to the growing aridization of more continental regions of Eurasia. Species of the evolutionary more developed section of this subgenus — *Breviaristatae* are the result of further crio- and xerophilization of already xerophilized species of typical section *Leucopoa*. Section *Schedonorus* (*F. pratensis* and related species) as well as subgenus *Leucopoa* are supposed to have originated directly from prototypes of upper-alpine open places of habitation, and not through the ancester forms growing in forests.

УДК 581.9 : 581.9 (571.512)

Б. А. Юрцев, О. Н. Мироненко и В. В. Петровский

О ГЕОГРАФИЧЕСКИХ СВЯЗЯХ И ПРОИСХОЖДЕНИИ ФЛОРЫ ПЛАТО ПУТОРАНЫ (СРЕДНЕ-СИБИРСКОЕ ПЛОСКОГОРЬЕ)

B. A. YURTSEV, O. N. MIRONENKO AND V. V. PETROVSKY. ON THE GEOGRAPHICAL RELATIONS AND THE ORIGIN OF THE FLORA OF THE PUTORANA MTS. (THE MIDDLE-SIBERIAN PLATEAU)

Во флоре плато Путораны связи с арктической флорой намного сильнее связей с флорой южносибирских высокогорий, а флористическое влияние нагорий Северо-Восточной Азии несоизмеримо больше влияния североевропейских флор. Обращает на себя внимание почти полное отсутствие эндемиков на Путоране и на Таймыре. Высокогорные и бореальные растения гумидного климата концентрируются преимущественно в приенисейской части плато. Указанные соотношения можно объяснить поздним (поздний плейстоцен?) поднятием плато до высоты, достаточной для образования более или менее непрерывного горнотундрового пояса; вследствие этого формирование флоры горнотундрового (отчасти и лесного) пояса происходило в обстановке резко континентального, холодного и сухого климата при определяющем значении миграций с востока и из Арктики.

В своем предыдущем сообщении (Мироненко и др., 1971) мы привели флористический список центральной части плато Путораны, составленный на основе гербария О. Н. Мироненко, собранного в 1963—1967 гг. В этой статье мы специально остановимся на соотношении в изученной флоре различных географических элементов и на некоторых вопросах, связанных с происхождением флоры плато. При этом мы опираемся, помимо своих материалов, также на ряд других опубликованных работ, так или иначе освещающих флору интересующей нас территории (Schmidt, 1872; Арктическая флора СССР, 1960—1966; Ловелиус, 1970; Москаленко, 1970), и на данные по флоре западных отрогов плато, изложенные в сообщениях Н. С. Водопьяновой и С. Ю. Андрулайтиса, а также В. Б. Куваева на симпозиуме по истории флоры и растительности высокогорий Северной Азии (апрель 1969 г., г. Иркутск); мы имели возможность непосредственно ознакомиться с частью сборов перечисленных лиц и сборами А. И. Толмачева и Ф. В. Самбука из соседних районов Средне-Сибирского плато. Учтены также сборы геоботаников Дудинской землеустроительной экспедиции Министерства сельского хозяйства РСФСР и Института сельского хозяйства Крайнего Севера (г. Норильск) с Путораны и соседних нагорий.

Основные положения статьи были доложены на вышеупомянутом иркутском симпозиуме в апреле 1969 г.

Даже при беглом ознакомлении со списком флоры плато Путораны (Мироненко и др., 1971) обращает на себя внимание субарктический восточносибирский характер флоры; лишь при более детальном изучении выявляются черты, специфичные для флор Средней Сибири.

Субарктический характер флоры проявляется в абсолютном, подавляющем перевесе связей с Арктикой (в частности, с Таймыром) над связями с южными высокогорьями Сибири (в данном случае мы исклю-

чаем из рассмотрения панарктоальпийский элемент, общий для Арктики, субарктических и южных высокогорий). Значительную роль в сложении флоры играют также гипоарктические и бореально-гипоарктические виды, часть которых характерна для широко распространенных здесь ландшафтных сообществ тундр и редколесий (*Betula nana*,[1] *Salix pulchra*, *S. glauca*, мелколистные расы голубики и брусники, *Ledum decumbens*, *Arctous alpina*, *Eriophorum vaginatum*, *E. brachyantherum*, *Pedicularis lapponica*, *P. labradorica* и многие другие), часть же приурочена к внеплакорным местообитаниям (*Arnica iljinii*, *Cerastium jenisejense*, *Stellaria fischeriana*, *Dianthus repens*, *Gypsophila sambukii*, *Potentilla asperrima*, *P. inquinans*, *P. stipularis*, *Artemisia dracunculiformis* и многие другие).

Очень многие виды одинаково характерны для Арктики (в особенности для ее гористых районов) и высокогорий Субарктики — например *Poa arctica*, *P. glauca*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *C. misandra*, *C. stans*, *Luzula nivalis*, *Salix polaris*, *Stellaria ciliatosepala*, *Silene paucifolia*, *Ranunculus affinis*, *Papaver lapponicum*, *Draba parvisiliquosa*, *Erysimum pallasii*, *Saxifraga serpyllifolia*, *Novosieversia glacialis*, *Oxytropis nigrescens*, *Hedysarum arcticum*, *Cassiope tetragona*, *Polemonium boreale*, *Lagotis minor*, *Pedicularis capitata*, *Erigeron eriocephalus*, *Nardosmia glacialis*, *Saussurea tilesii* и др.

Преимущественно арктические виды, редко встречающиеся в субарктических районах: *Pleuropogon sabinii*, *Koeleria asiatica*, *Phippsia concinna* (вне Арктики — только на Путоране и в горах Скандинавии), *Carex maritima*, *C. rariflora*, *Salix arctica* ssp. *arctica*, *S. reptans*, *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxyria*, *Minuartia rubella*, *Cerastium regelii*, *Melandrium affine*, *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*, *R. hyperboreus*, *Draba macrocarpa*, *D. pilosa*, *Saxifraga tenuis*, *Potentilla emarginata*, *Oxytropis arctica*, *Pedicularis hirsuta*, *Senecio congestus*, *Taraxacum sibiricum* (первая находка вне Арктики). Из арктических видов, обнаруженных лишь на более западных отрогах Путораны, к перечисленным выше могут быть добавлены: *Draba lactea* Adams, *D. pseudopilosa* Pohle, *D. glacialis* Adams, *D. micropetala* Hook., *Taraxacum arcticum* (Trautv.) Dahlst., *Artemisia tilesii* Ledeb., *Poa paucispicula* Scribn. et Merr.

Из видов, чуждых Арктике и наиболее характерных для высокогорий Южной Сибири, арктическим и арктическо-субарктическим элементам флоры Путораны могут быть противопоставлены сравнительно немногие: *Silene chamarensis* Turcz. (встречена здесь вместе с производной, преимущественно арктической расой — *S. paucifolia*), *Claytonia joanneana*, *Trollius asiaticus*, *Draba ochroleuca*, *Potentilla gelida*, а также *Erigeron eriocalyx*, распространенный в Арктике лишь на западе Средней Сибири, на Урале и в Фенноскандии. Однако, если учесть данные по флоре более западных отрогов Путораны, этот перечень существенно увеличится за счет *Pedicularis compacta* Steph., *Carex perfusca* V. Krecz., *Polygonum undulatum* Murr., *Rhododendron aureum* Georgi, *Salix saposhnikovii* A. Skv. (оз. Някшинда!), *Rheum compactum* L. (долина Енисея и его крупных притоков). Особую группу составляют условно-западные виды, которые в Арктике и Гипоарктике не встречаются восточнее горного правобережья Енисея, хотя они более или менее обычны на южных высокогорьях Средней и Восточной Сибири (немногие из них снова выдвигаются далеко к северу в притихоокеанских районах). Из перечисленных выше видов сюда относятся *Trollius asiaticus*, *Potentilla gelida*, *Erigeron eriocalyx*, *Pedicularis compacta*, *Polygonum undulatum*, быть может, и *Festuca vivipara* (L.) Smith s. l.; кроме того, на западных и южных отрогах Путораны найдены *Selaginella selaginoides* (L.) Link (известна также на выходах палеозойских известняков Вилюй-Оленекского водораздела: Лукичева, 1963), *Lycopodium alpinum* L., *Poa alpina* L., *Betula tortuosa*

---

[1] Авторы видов приведены в опубликованном нами ранее конспекте флоры (Мироненко и др., 1971). Ниже авторы видов приводятся лишь для таксонов, не упомянутых в цитированной работе.

Ledeb., *Geranium albiflorum* Ledeb., *Carex holostoma* Drej., *Trichophorum caespitosum* (L.) Hartm. (на северо-восточных отрогах плато, близ оз. Дарима, найден *Trichophorum alpinum* (L.) Pers.), *Carex sabynensis* Less., *Pinguicula alpina* L., *Sibbaldia procumbens* L. Вспомним, что часть этих видов известна и с Енисейского кряжа, например *Trichophorum caespitosum*, *Betula tortuosa*, *Sibbaldia procumbens*, *Lycopodium alpinum*, *Selaginella selaginoides*, *Carex sabynensis* (Игошина, 1951, 1954), *Salix saposhnikovii*; здесь, кроме того, найдены *Juncus trifidus* L. и *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin., неизвестные на субарктических высокогорьях Средней Сибири. В целом же можно сказать, что вдоль западной окраины Средне-Сибирского плоскогорья, характеризующейся более гумидным и мягким климатом, а в зимнее время значительно более мощным снеговым покровом (по сравнению с центральными и восточными частями плоскогорья), наблюдается выдвижение далеко к северу, вплоть до границ тундровой зоны, целого ряда растений, обычных на более гумидных высокогорьях Южной Сибири, а иногда и на севере Европы и Западной Сибири, но не получивших распространения в арктических районах Восточной (заенисейской) Сибири. Местонахождения этих растений на приенисейском Севере представляют, таким образом, либо «слепые» выступы к северу основного ареала (*Rhododendron aureum* и др.), либо восточную оконечность северной части их ареала, приуроченной к районам с менее континентальным климатом. Выдвижение этих растений на север или миграции из северных районов запада Евразии на южные высокогорья Сибири могли происходить в одну из холодных и гумидных фаз плейстоцена, возможно, в среднем плейстоцене (в эпоху санчуговской трансгрессии: «Кайнозойская история Полярного бассейна...», 1968; «Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое», 1970). Характерно, что на центральной Путоране таких видов значительно меньше, чем у западной окраины плато.

Попутно отметим, что и некоторые более континентальные аркто-альпийские виды, отсутствующие или крайне редкие на Таймыре, более или менее обычны в северной части Средне-Сибирского плоскогорья (в том числе, как правило, и на Путоране); это — *Salix reticulata*, *Carex ledebouriana* C. A. Mey., *C. fuscidula*, *Dryas incisa*, *Gentiana tenella*, *Carex norvegica* и др.

Восточносибирский характер флоры центральной Путораны особенно резко выступает при сравнении ее с флорами более западных (Урал, отчасти приенисейская окраина Средне-Сибирского плоскогорья) и более восточных (кряж Чекановского, Верхоянский хребет) горных поднятий. Из западных элементов флоры центральной Путораны можно назвать лишь *Pedicularis dasyantha* (распространена от Шпицбергена до Таймыра и Путораны), *Polygonum bistorta* ssp. *bistorta*, *Potentilla kuznetzowii*, *Betula nana*; если же учесть данные по флоре более западных отрогов Путораны, этот перечень увеличится за счет *Arabis alpina* L. (амфиатлантический вид), *Poa alpina*, *Betula tortuosa*, *Pinguicula alpina*, *Veratrum lobelianum* L. var. *mišae* Širjaev, *Luzula multiflora* ssp. *frigida* (Buchenau) V. Krecz., *Taraxacum tundricola* Hand.-Maz., *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers. (низовья Енисея, Таймыр).

К этому довольно короткому списку можно добавить уже приводившийся выше перечень условно-западных элементов флоры Путораны. Этот перечень можно расширить за счет бореальных (в том числе и темнохвойнотаежных) видов, таких как *Cardamine macrophylla*, *Delphinium elatum*, *Salix jenisseensis*, *Ribes acidum* Turcz. ex Pojark., *Larix sibirica* Ledeb., *Picea obovata*, *Trientalis europaea* L., *Athyrium crenatum*; число их резко увеличивается в приенисейской полосе [*Lycopodium selago* L. ssp. *selago*, *L. annotinum* L., *Alopecurus pratensis*, *Aconitum septentrionale* Koelle s. l., *A. czekanowskyi* Steinb., *Thalictrum minus* ssp. *kemense* (Fries) Mela et Cajand., *Actaea erythrocarpa* Fisch., *Filipendula ulmaria* (L.) Max., *Rubus humulifolius* C. A. Mey., *Mertensia sibirica* (L.) G. Don, *Vaccinium myrtillus* L., *Trifolium lupinaster* L., *Viola uni-*

flora L., *V. selkirkii* Pursh, *Pyrola minor* L., *Cirsium helenoides* (L.) Hill и др.]. Часть условно-западных видов генетически связана с горными поднятиями Сибири (*Aconitum czekanovskyi*, *Viola uniflora*, *Cardamine macrophylla* и ряд других); отсутствие многих из них в более восточных районах севера Средне-Сибирского плоскогорья несомненно вторично и объясняется установлением здесь резко континентального климата в позднечетвертичное время.[1] На приенисейских отрогах Путораны отмечается определенный контраст между флорой таежного пояса, изобилующей условно-западными и западными элементами, и флорой горных тундр, подчеркнуто восточносибирской по своему составу (Москаленко, 1970); в центральной части Путораны этот контраст существенно сглажен за счет выпадения многих «западных» и усиления роли восточносибирских элементов в таежном поясе.

Восточный элемент флоры Путораны можно подразделить на несколько групп; относящиеся к нему виды неизвестны к западу от Енисея (по крайней мере в более северных районах Сибири) или едва переходят долину Енисея.

Преимущественно арктические виды: *Taraxacum sibiricum* (определение предварительное из-за отсутствия семянок), *Rumex acetosa* ssp. *pseudoxyria*, *Papaver czekanowskii*; на западных отрогах плато найдены также *Poa paucispicula*, *P. pseudoabbreviata*, *Papaver pulvinatum.* Весьма характерны для арктических и высокогорносубарктических районов Восточной Сибири *Cerastium beeringianum* s. l. (*C. beeringianum* Cham. et Schlecht. s. str. — для субарктических районов), *Caltha arctica*, *Corydalis arctica*, *Cardamine microphylla*, *Draba parvisiliquosa*, *Erysimum pallasii*, *Saxifraga serpyllifolia*, *Potentilla uniflora*, *Oxytropis nigrescens*, *O. middendorffii*, *Pedicularis capitata*, *Pinguicula algida*, *Nardosmia glacialis*, *Saussurea tilesii.* Для арктических районов, субарктических и южных высокогорий Восточной Сибири характерны *Carex eleusinoides*, *Saxifraga flagellaris* ssp. *setigera*, *Crepis nana* Rich. (однако в арктических районах Средней Сибири *Carex eleusinoides* и *Crepis nana* неизвестны), для субарктических и южных высокогорий — *Gentiana nutans*, *Dendranthema mongolicum*, *Festuca altaica*, *Salix saxatilis*, *Dryas grandis*, *Arctous erythrocarpa* Small, *Crepis nana* (в Средней Сибири). Преимущественно субарктические горные растения Восточной Сибири: *Salix alaxensis*, *S. kolymensis*, *Sellaria fischeriana*, *Anemone sylvestris* ssp. *ochotensis*, *Dryas incisa, Potentilla asperrima, P. inquinans, Astragalus tugarinowii, Artemisia dracunculiformis* Krasch., *Erigeron silenifolius.* Бореальные и бореально-гипоарктические виды: *Trollius boreosibiricus*, *Larix gmelinii*, *Roegneria jacutensis*, *Betula exilis* (отмечается в описаниях Мироненко, 1968 г., хотя среди собранных в гербарии образцов определена лишь *B. nana* с уклонениями в сторону *B. tundrarum* Perf.), *Betula middendorffii* (довольно типичные образцы в вегетативном состоянии собраны В. Б. Куваевым близ оз. Някшинда), *Ribes triste*, *Rubus sachalinensis*, *Castilleja rubra*, *Campanula langsdorffiana*; петрофильностепные виды — *Androsace lactiflora*, *Eritrichium sericeum.*

Особо следует выделить комплекс восточносибирских кальцефитов (Юрцев, 1966), довольно слабо представленный в сборах О. Н. Мироненко из центральных районов Путораны (*Salix recurvigemmis* A. Skv., *Carex macrogyna* Turcz., *Gypsophila sambukii* Schischk.), и достаточно полно — в сборах Н. С. Водопьяновой с известняков района оз. Дарима и в сборах экспедиции Ф. В. Самбука из более северных районов бассейна р. Котуя (*Carex macrogyna*, *C. trautvetteriana* Kom., *Braya siliquosa* Bge., *Stipa mongolica* Turcz., *Limnas stelleri* Trin., *Hedysarum dasycarpum* Turcz.; здесь же появляются северный восточносибирско-американский

[1] Не случайно в низовьях Хатанги найдены *Goodyera repens* и *Oxalis acetosella*; целый ряд спутников темнохвойной тайги, включая *Lycopodium annotinum*, *Goodyera repens* и другие виды, найдены в предгорьях западного склона хр. Орулган (к востоку от р. Лены), где известны и небольшие участки еловой тайги на водоразделах.

кальцефильный вид *Lesquerella arctica* (Wormsk.) Wats., арктический кальцефит *Braya purpurascens* R. Br., аркто-альпийские кальцефиты *Carex atrofusca* Schkuhr, *C. glacialis* Mack., *Kobresia simpliciuscula* Mack., *K. sibirica* Turcz.; многие из перечисленных видов встречаются на палеозойских известняках северо-восточной части Средне-Сибирского плоскогорья и арктического Верхоянья (кряж Туора-Сис), а также найдены на известняках, известковистых песках и песчаниках на Таймыре).

Наконец, значительная часть видов флоры Путораны (генетически — «восточных») к западу от Енисея распространилась до Урала и прилегающих к нему районов: *Silene paucifolia*, *Crepis chrysantha*, *Novosieversia glacialis*, *Pedicularis amoena*, *Oxytropis mertensiana*, *Koeleria asiatica*, *Zerna pumpelliana*, *Festuca auriculata*, *Roegneria turuchanensis*, *Carex amblyorhyncha*, *C. sabynensis*, *C. algida*, *C. fuscidula*, *C. williamsii*, *C. redowskiana*, *Zygadenus sibiricus*, *Luzula multiflora* ssp. *sibirica*, *Salix pulchra*, *S. recurvigemmis*, *Minuartia macrocarpa*, *M. arctica*, *Potentilla stipularis*, *Androsace bungeana*, *Lagotis minor*, *Pedicularis labradorica*, *Arnica iljinii*, *Erigeron eriocephalus*, *Senecio resedifolius*, *Nardosmia gmelinii* и ряд других видов, проникших и в тундры Восточной Европы. Очень многие из перечисленных видов ныне отсутствуют на обширном низменном пространстве между Уралом и Енисеем. Эта группа видов значительно расширяет состав североангаридского флорогенетического элемента нашей флоры. Специально подчеркнем присутствие ксерофильных элементов. К числу их относятся уже упоминавшиеся петрофильно-степные восточносибирские виды *Androsace lactiflora*, *Eritrichium sericeum*, более криофильные (нередко с аркто-степными дизъюнкциями) виды, изолированно произрастающие и на Урале — *Thlaspi cochleariforme*, а также найденные под Норильском *Alyssum biovulatum* N. Busch и *Phlojodicarpus villosus* Turcz.; на южных отрогах Путораны к ним принадлежат *Patrinia sibirica* (L.) Juss. и др.

Принадлежность флоры Путораны к среднесибирскому сектору Восточной Сибири выявляется гораздо менее четко, чем общий восточносибирский характер данной флоры и ее многообразные связи с флорой арктической Сибири. Подчеркнем, что слабая выраженность провинциальной (долготной) специфики флоры в какой-то мере распространяется на всю арктическо-субарктическую широтную полосу на пространстве от Енисея до Лены; в этом отношении север Средней Сибири представляет разительный контраст Алтае-Саянской области, с ее ярким флористическим эндемизмом (Малышев, 1965, 1968), и нагорьям Северо-Востока Азии (к востоку от Лены), также обладающим весьма самобытным эндемизмом флоры (Юрцев, 1968).

Наиболее просто определить специфику среднесибирского сектора севера Восточной (заенисейской) Сибири перекрытием ареалов доминирующих восточных элементов ареалами западных и условно-западных элементов и ареалов северных (арктических и гипоарктических) элементов ареалами немногочисленных более южных видов.

Равнодействующая флористических связей Путораны направлена на север—восток.

Собственный эндемизм Путораны, как и арктического нагорья Бырранги, против ожидания оказался ничтожным, и едва ли этот вывод зависит только от недостаточной флористической изученности обоих нагорий. Можно назвать эндемичный вид крупки *Draba sambukii* Tolm., описанный из бассейна р. Котуя,[1] 2 эндемичных вида бескильницы — *Puccinellia gorodkovii* Tzvel. и *P. byrrangensis* Tzvel., описанные с Таймыра. Число подобных эндемичных видов и рас в результате дальнейших исследований несомненно окажется бо́льшим, но трудно ожидать, что будут обнаружены эндемичные таксоны более высокого ранга.

[1] В сборах О. Н. Мироненко имеется также своеобразный вид крупки, определяемый пока А. И. Толмачевым как *Draba* sp. (aff. *D. pygmaea* Turcz.); в сборах Ф. В. Самбука — своеобразное растение, близкое к *Androsace septentrionalis* L., но отличающееся от него опушением.

На севере Средней Сибири — от востока Гыданской тундры до арктического Верхоянья — распространена аркто-гольцовая сибирская раса — *Oxytropis arctica* R. Br. ssp. *taimyrensis* Jurtz. (*O. karga* Saposhn. ex Polosh.); типическая раса — ssp. *arctica* произрастает в центральных районах арктической Канады. По данным Ледингама (Ledingham, 1960) и П. Г. Жуковой (личное сообщение), сибирское растение — октоплоид, с 2n=64; по данным Москвина и Хейли (Mosquin a. Hayley, 1966), американское растение[1] характеризуется более высокими хромосомными числами (2n — около 80 и около 96), причем подозревается апомиктическая репродукция. По своим морфологическим признакам американское растение также является более продвинутым. *O. arctica* ssp. *taimyrensis* оказалась весьма обычной помимо арктических районов Средней Сибири на плато Путорана и его отрогах, а также на более северных гольцах в бассейне Котуя; найдена также на гольцах Анабарского щита и в северной части хр. Орулган (Северное Верхоянье); наиболее близкий вид — *O. czekanowskii* Jurtz. — известен с пойменных песков и галечников р. Оленек в ее верхнем течении. Более отдаленно родственные виды, распространенные на гольцах Восточного Саяна и Забайкалья, — *O. kusnetzovii* Kryl. et Steinb. и *O. alpicola* Turcz. (Юрцев, 1959), согласно определениям П. Г. Жуковой (личное сообщение), имеют 2n=48 и 36. соответственно.

Выше уже приводились примеры некоторых специфических флористических связей нагорий приенисейской полосы субарктической Средней Сибири с высокогорьями Южной Сибири и с севером Европы; связи эти приходятся на психрофильные в климатологическом смысле — см. Малышев, 1965) элементы и не имеют прямого отношения к проблеме генезиса флоры арктической Сибири и ее обмена с высокогорными флорами Южной Сибири. Очевидно огромное значение для этого обмена нагорий Северо-Востока Азии, западного побережья Охотского моря, Забайкалья и южной Якутии, представляющих почти непрерывную меридиональную полосу высокогорных ландшафтов от Арктики до Южной Сибири; тем больший интерес представляют все случаи, когда можно доказать непосредственный флористический обмен между сибирской Арктикой и Алтае-Саянской областью, через субарктические нагорья Средней Сибири. Взаимоотношения *Oxytropis arctica* ssp. *taimyrensis* — *O. czekanowskii* с *O. kusnetzovii* — *O. alpicola*, возможно, представляют один из таких примеров. Большой интерес вызывает наличие переходных форм на пространстве от низовий Енисея до Путораны и центрального Таймыра между преимущественно южносибирской *Claytonia joanneana*, представленной на правобережье нижнего Енисея весьма типичными формами, к типичной *C. arctica* Adams, распространенной в арктических и высокогорно-субарктических районах востока Средней и собственно Восточной Сибири; по данным П. Г. Жуковой, *C. arctica* имеет самое низкое число хромосом в пределах рода: 2n=10.

Почти несомненно проникновение на север предка *Silene paucifolia* — растения типа южносибирской *S. chamarensis* — через нагорья Путораны, где найдены оба эти вида. К настоящему времени *S. paucifolia* на восток успела расселиться до арктического (Хараулахского) и северного (Орулганского) Верхоянья и соседнего кряжа Кулар, но не далее, причем уже здесь наблюдается перекрытие ареала *S. paucifolia* ареалом аборигенного для Северо-Востока Азии высокогорного вида *S. stenophylla* Ledeb. из той же группы; к западу от Енисея *S. paucifolia* после характерной дизъюнкции на севере Западной Сибири изолированно произрастает на Урале и Пай-Хое, а также еще западнее — на Тиманском кряже (от лесной его части до тундровой).

Вполне вероятно первичное проникновение из Южной Сибири через нагорья Путораны в Арктику и *Carex ensifolia* Turcz. (ssp. *ensifolia*), явившейся родоначальником северной, арктическо-субарктической расы —

[1] Образцы с о. Мельвиля, откуда и описан вид.

ssp. *arctisibirica* Jurtz., распространенной непрерывно от Малоземельской тундры до правобережья Индигирки. В горах собственно Восточной Сибири обитает родственный вид, *C. rigidioides* Gorodk.; к востоку от Индигирки, вплоть до северо-запада Северной Америки, очень обычен другой близкий вид — *C. lugens* Th. Holm; в приатлантических районах Европы и Северной Америки распространен более обособленный вид, *C. bigelowii* Torr. Типическая же раса — ssp. *ensifolia* — известна также с Южного Урала и нагорий Средней Европы. Число подобных примеров в будущем несомненно умножится. С этими примерами мы склонны сопоставлять также проникновение на восток Путораны, в бассейн Оленека и на Таймыр представителей сугубо континентального и криофильного восточносибирского комплекса кальцефитов, а также ряда восточносибирских криоксерофитов и ксерофитов типа *Phlojodicarpus villosus* и *Androsace lactiflora*.

Отметим еще две особенности субарктических горных флор Средней Сибири (прежде всего приенисейского сектора), которые сближают эти флоры с таковыми более западных секторов Евразии (в частности, Урала и Фенноскандии).

Одна из этих особенностей — наличие многочисленных следов былой экспансии темнохвойной тайги в не столь отдаленном геологическом прошлом, в сочетании со следами былой экспансии восточносибирских бореальных элементов, очевидно, приуроченной к другому периоду. При этом на пространстве между Енисеем и центральной Путораной проходит рубеж между областью господства в лесном поясе условно-западных (в том числе и многих темнохвойнотаежных) элементов флоры и областью господства восточносибирских бореальных и гипоарктических элементов. На Урале сходные различия имеются между его западным и восточным макросклонами, хотя многие восточные элементы флоры Урала для Путораны являются западными или условно-западными.

Вторая особенность заключается в том, что, начиная с плато Путораны, высокогорные флоры более западных субарктических нагорий Евразии обнаруживают признаки повышенного влияния арктической флоры и все менее самостоятельны относительно последней. То обстоятельство, что с востока на запад резко изменяется соотношение между сибирским (и американо-сибирским) континентальным элементом флоры, с одной стороны, и амфиатлантическим и европейским океаническим, с другой, не меняет существа закономерности. В этом плане характерны широтные географические соотношения между двумя расами *Astragalus alpinus* L. — ssp. *alpinus* и ssp. *arcticus* (Bge.) Hult. (*A. subpolaris* Boriss. et Schischk.). Если к востоку от Оленека ssp. *arcticus* встречается только в высокой Арктике (о. Врангеля, район мыса Барроу на Аляске, Канадский Арктический архипелаг), а материк вплоть до его полярной окраины заселяет ssp. *alpinus*, то на западе Средней Сибири, на Урале и в Фенноскандии высокоарктический тип ssp. *arcticus* заселил и субарктические районы. Высокогорья Путораны и Урала отличаются от гольцов Северо-Востока Сибири значительно большим числом арктических видов рода *Draba*; интересно, что на Полярном Урале найдены такие отсутствующие на Путоране чисто арктические (высокоарктические) типы, как *Androsace triflora* и *Cerastium regelii* ssp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm. Подчеркнем, что область повышенного влияния арктической флоры на флоры субарктических высокогорий совпадает с областью значительного и неоднократного проникновения моря в глубь материка в четвертичное время и с областью более интенсивного развития древнего оледенения по крайней мере в горных районах (речь идет об Урале и Путоране).

Как объяснить своеобразную флористическую ситуацию на севере Средней Сибири (в том числе на плато Путорана) и в первую очередь почти полное отсутствие эндемиков? Можно предложить два объяснения, к тому же отнюдь не исключающих одно другое: 1) относительно недавнее поднятие плато Путораны в позднем кайнозое до высоты, не допускающей произрастание лесной растительности в верхнем поясе;

2) опустошающее (или только обедняющее) влияние на высокогорную флору среднеплейстоценового горного оледенения (полупокровного, сетчатого или горнодолинного, по мнению разных авторов), развитию которого благоприятствовали помимо планетарного похолодания климата также продолжительные морские трансгрессии на севере Западной и Средней Сибири в среднем плейстоцене («Кайнозойская история Полярного бассейна...», 1968). Впрочем, в конце среднего плейстоцена произошла регрессия морского бассейна; тогда, в частности, могли выдвинуться на север Средней Сибири предки *Silene paucifolia* и *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, возможно, также *Claytonia joanneana* и предок *Oxytropis arctica* s. l. Однако в основном формирование высокогорной флоры Путораны должно было происходить в эпоху зырянского (позднечетвертичного) похолодания, в сугубо континентальной обстановке, при преобладании миграций криофитов с востока и из Арктики и некотором притоке степных (в широком смысле слова) элементов. О существовании подобной холодной и сухой климатической фазы на интересующей нас территории в верхнем плейстоцене свидетельствуют спорово-пыльцевые спектры «тундростепного» типа, обнаруженные в районе нижнего и верхнего течения р. Нижней Тунгуски (Гитерман и др., 1968) и сопоставляемые с эпохой зырянского похолодания; сходные спектры обнаружены и в отложениях надпойменных террас реликтовых долин в пределах плато Путораны (доклад Ю. П. Пармузина на симпозиуме по истории флоры и растительности высокогорий Северной Азии в апреле 1969 г. в г. Иркутске). Данные Пармузина свидетельствуют об интенсивном поднятии плато в средне- и позднечетвертичное время, продолжающемся и поныне, что может объяснить отсутствие древнего эндемизма. В среднем плейстоцене безлесные высокогорные ландшафты на территории Путораны во всяком случае должны были уже существовать, притом нижняя высотная граница их, вероятно, проходила на значительно меньшей высоте, нежели в настоящее время. В эпоху санчуговской трансгрессии климатическая обстановка развития высокогорных комплексов на Путоране не могла не отличаться от современной — она характеризовалась большей гумидностью климата, что создавало более благоприятные условия для миграции психрофильных элементов и ограничивало распространение континентальных видов (криофитов). Однако последующий период резкого усиления континентальности климата в конце среднего и в позднем плейстоцене, совпавший с новым циклом горных поднятий и с планетарным похолоданием, вероятно, был критическим для существования психрофильных элементов на севере Средней Сибири и определяющим для формирования современной высокогорной флоры Путораны. Для казанцевского времени и периода термического максимума голоцена доказана экспансия темнохвойной тайги в приенисейской полосе на севере Средней Сибири, а также усиление позиций темнохвойных пород на северо-востоке Средне-Сибирского плоскогорья (Гитерман и др., 1968). Однако в первую очередь это отразилось на составе флоры лесного пояса и не могло существенно изменить характера высокогорной флоры Путораны; при этом эффект временного повышения верхнего предела распространения лесной растительности, очевидно, был ослаблен продолжающимся поднятием гор.

Для гор Бырранга (и севера Таймыра вообще) вполне вероятно и третье допущение о причинах отсутствия эндемизма: при их высокоширотном положении они могли полностью отдать Арктической области сформировавшиеся впервые здесь криофильные элементы флоры, сами же впоследствии испытали обедняющее воздействие трансгрессий и оледенения.

ЛИТЕРАТУРА

Арктическая флора СССР. (1960—1966). I—V. — Гитерман Р. Е., Л. В. Голубева, Е. Д. Заклинская, Е. В. Коренева, О. В. Матвеева, Л. А. Скиба. (1963). Основные этапы развития растительности Северной Азии

в антропогене. — Горчаковский П. Л. (1966). Флора и растительность высокогорий Урала. — Игошина К. Н. (1951). К изучению растительности Енисейского кряжа. Геоботаника, VII. — Игошина. К. Н. (1954). Новинки для флоры Енисейского кряжа. Бот. матер. Герб. БИН АН СССР, XVI. — Игошина К. Н. (1966). Флора равнинных и горных тундр и редколесий Урала. В сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 6. — Кайнозойская история Полярного бассейна и ее влияние на развитие ландшафтов северных территорий. (1968). Материалы к симпозиуму, 1—6 апреля 1968 г., Л. — Ловелиус О. Л. (1970). Флористические находки в горах Путораны (Восточная Сибирь). Новости систем. высш. раст., 1969, 6. — Лукичева А. Н. (1963). Растительность северо-запада Якутии и ее связи с геологическим строением местности. — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. — Малышев Л. И. (1968). Определитель высокогорных растений Южной Сибири. — Мироненко О. Н. (1968). Горные тундры бассейна р. Котуй (Эвенкия). Бот. журн., 53, 8. — Мироненко О. Н., В. В. Петровский и Б. А. Юрцев. (1971). К познанию флоры центральной части плато Путораны (Средне-Сибирское плоскогорье). Бот. журн., 56, 7. — Москаленко Н. Г. (1965). Растительный покров окрестностей Норильска. Бот. журн., 50, 6. — Москаленко Н. Г. (1970). К флоре окрестностей Норильска (северо-запад Средне-Сибирского плато). Бот. журн., 55, 2. — Ребристая О. В. (1964). Пределы распространения сибирских видов на европейском Севере. Бот. журн., 49, 6. — Северный Ледовитый океан и его побережье в кайнозое. (1970). Сборник под ред. А. И. Толмачева. — Тихомиров Б. А. (1966). Очерк флоры района находки таймырского мамонта. В сб.: Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 6. — Тихомиров Б. А. (1967). Флора Таймыра. Рукопись. Бот. инст. АН СССР. — Толмачев А. И. (1932—1935). Флора центральной части Восточного Таймыра. Тр. Полярн. комисс., 8, 13 и 25. — Толмачев А. И. (1956). К изучению арктической флоры СССР. Бот. журн., 51, 6. — Юрцев Б. А. (1959). Материалы к систематике арктических остролодочников. Бот. матер. Герб. БИН АН СССР, XIX. — Юрцев Б. А. (1966). Американо-азиатские степные связи и вопрос о древнем континентальном элементе арктических и высокогорных флор Северо-Востока Сибири. Пробл. бот., VIII. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. — Ledingham G. F. (1960). Chromosome numbers in *Astragalus* and *Oxytropis*. Canad. Journ. Genet. Cytol., 2. — Mosquin Th. a. Hayley. (1966). Chromosome numbers and taxonomy of some Canadian arctic plants. Canad. Journ. Bot., 9. — Schmidt F. (1872). Florula jenisseensis arctica. Mem. Acad. Sci., S.-Pb., ser. VII, 18, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Институт леса и древесины
СО Академии наук СССР,
Красноярск.

(Получено 3 III 1971).

SUMMARY

The flora of the central part of the Putorana Mts. (Mironenko, Petrovsky and Yurtsev, 1971) and of some westernmost parts of them is analysed and compared with floras of other mountain areas of nothern Eurasia. Ascertained is that the floristic similarities between the Putorana Mts. and the Arctic are much more significant and diverse than those between the former and the South-Siberian high mountains; the Putorana's flora has been immeasurably more profoundly influenced by the floras of Northeastern Asia than by those of Northern Europe; the Putorana Mts., along with the Taimyr peninsula, practically lack endemic plant species; the arctic-alpine and boreal species, typical of the regions with a humid climate, are concentrated in the westernmost part of the mountains bordering the Enisey-R. valley. These regularities can be explained by the late (Late Pleistocene?) uplift of the mountains up to the altitude permitting an arise of a more or less continuous mountaine tundra belt; as a consequence, the formation of the flora of a tundra belt (and, to some extent, of a taiga one) in the Putorana Mts. took place under the stress of the ultra-continental cold and dry climate of the Zyrianka epoch (Wurm, Wisconsin) with the migrations from the East and from the Arctic having determined the aspect of the flora.

УДК 581.524.4+631.41] : 634.948(571.511)

Б. Н. Норин, И. В. Игнатенко, А. В. Кнорре, Н. В. Ловелиус

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ И ПОЧВЫ ЛЕСНОГО МАССИВА АРЫ-МАС (ТАЙМЫР)

С 1 рисунком

B. N. NORIN, I. V. IGNATENKO, A. V. KNORRE AND N. V. LOVELIUS. THE VEGETATION AND SOILS OF THE ARY-MAS FORESTS

Лесной массив Ары-Мас на Таймыре является наиболее северным (приблизительно 72°30′ с. ш.) из известных в мировой литературе. Редколесья массива из *Larix dahurica* располагаются полосой на древней высокой террасе р. Новой (приток р. Хатанги). Длина этой полосы около 20 км, ширина от 0.5 до 3—4 км; сомкнутость древостоев от 0.1 до 0.4—0.5; высота деревьев 4—7 (до 10) м, диаметры стволов 10—14 см (отдельные деревья до 25—30 см). Редколесья в современный период не сокращают свою площадь, в то же время не заметно активного наступления их на тундру.

Помимо лиственничных редколесий и редин на территории ур. Ары-Мас наибольшие площади занимают нанополигональные морознотрещиноватые пятнистые тундры и валиково-полигональные болота. Менее распространены мелкобугорковые и ерниковые тундры, ивняки и кустарниковые заросли, нивальные луговины и пойменные разнотравно-злаковые группировки.

В 1969 и 1970 гг. сотрудниками Ботанического института АН СССР совместно с Главным управлением охотничьего хозяйства и заповедников при Совете Министров РСФСР проводилось почвенно-геоботаническое обследование ур. Ары-Мас на Таймыре с целью организации в этом районе заповедника.

Впервые существование Ары-Маса — самого северного в мире лесного массива, отметил А. И. Толмачев (1931), но он видел этот лесной остров издали и не имел возможности обследовать его и описать. Первое и единственное описание редколесий урочища произвела в 1934 г. Л. Н. Тюлина (1937). Ею детально описан ряд типов редколесий, проанализированы модельные деревья, по торфяникам прослежены основные этапы исторического прошлого растительности данного района. На основании обследования лесных насаждений Ары-Маса Тюлина сделала вывод о происходящем в настоящий исторический период, по крайней мере в сибирской Арктике, наступлении леса на тундру. После Тюлиной Ары-Мас не посещался ботаниками и зоологами более 30 лет. В 1967 г. урочище в течение нескольких дней было осмотрено экспедиционной группой Главного управления охотничьего хозяйства и заповедников. В 1968 г. Ары-Мас изучался зоологом (охотоведом) Л. Н. Мичуриным и геоботаником О. Н. Мироненко. Результаты этих обследований не опубликованы.

Почвенный покров Восточного Таймыра и в том числе ур. Ары-Мас совершенно не изучен. Отдельные замечания о почвах этого района имеются в работе Тюлиной (1937).

В связи с несомненным научным значением данных об этом уникальном лесном массиве нами в настоящей статье характеризуются наиболее общие закономерности почвенно-растительного покрова этого урочища.

Ур. Ары-Мас («Лесной остров») находится на правобережье среднего течения р. Новой (левый приток р. Хатанги), приблизительно на ши-

роте 72°30′ с. ш. Лесной массив урочища, таким образом, является самым северным на земном шаре.

Территория урочища представляет собой всхолмленную равнину, наивысшие точки которой (на возвышенности — гербее Оделун) достигают 150 м над ур. м. Долина р. Новой здесь сильно расширяется. По левобережью (река течет в направлении с запада на восток) напротив Ары-Маса тянется широкая (до 6 км) надпойменная терраса с очень большим количеством озер. На правобережье в западной части урочища вплотную к реке подходит высокая, до 14—18 м, древняя терраса р. Новой, в настоящее время сильно размываемая рекой (в ее основании вымываются остатки вымерших животных — кости мамонта, быка и других, а в средних слоях — ископаемая древесина, стволы лиственниц, кора березы, в настоящее время отсутствующей в данном районе). В восточной части урочища по правобережью к реке примыкает надпойменная терраса, имеющая в этом месте ширину до 2 км и переходящая крутым уступом в облесенные склоны древней террасы. Переход последней к материковому берегу (гербею Оделун) постепенный и незаметный. Древняя терраса на территории урочища глубоко прорезана несколькими небольшими ручьями с разработанными долинами. Самый крупный из этих ручьев Улахан-Юрех прорезает террасу в западной части Ары-Маса. Р. Новая в летнее время мелководна, имеет много перекатов; в весеннее половодье (во второй половине июня) уровень воды поднимается на 5—7 м. При низкой воде по берегам реки обнажаются песчаные или песчано-галечные отмели до 200 м шириной и до нескольких километров длиной.

Редколесья урочища располагаются полосой на древней террасе по правобережью р. Новой. Ширина этой полосы 0.5—1.5 км, длина — около 20 км. По склонам долин ручьев редколесья языками вдаются на 3—4 км в тундру. Основной массив редколесий в западной части урочища вплотную подходит к р. Новой, в восточной он отступает от реки на 1.5—2.0 км, на надпойменной заболоченной террасе, изобилующей озерами, имеются лишь отдельные островки и ленты редколесий и редин. На левобережье редколесья отсутствуют, только на песчаной бровке надпойменной террасы имеется несколько мелких лиственничных островков.

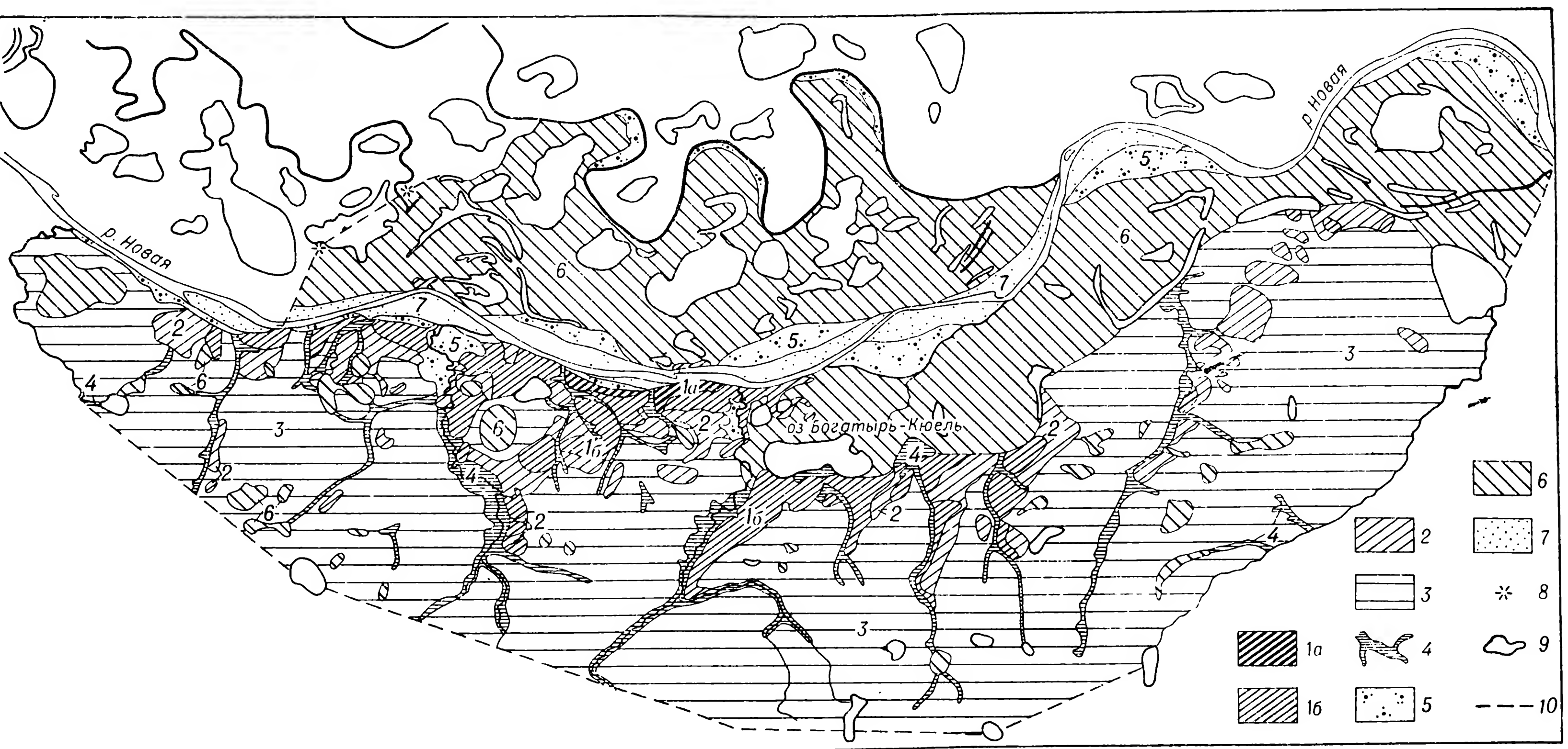
Лесной массив Ары-Мас отделен от прихатангских редколесий полосой тундр шириной 50—60 км, но по р. Новой ниже урочища по коренным берегам тянется вплоть до устья цепочка более мелких лесных островов. Один из них длиною около 1 км и шириной до 100 м, расположенный в 25—30 км ниже по реке, является более северным по сравнению с Ары-Масом. Лиственница *Larix dahurica* Turcz. — единственная древесная порода района.

Редколесья в настоящее время не сокращают свою площадь (кроме тех участков, которые активно вырубаются в последнее время оленеводами, рыбаками и охотниками), естественно возобновляясь на всех элементах рельефа. В то же время внешне незаметно активного наступления их на тундру. Исключение в этом отношении представляет, вероятно, левобережная надпойменная терраса, по краю которой наблюдается возникновение подроста на тундровых участках и по бровкам валиково-полигональных болот.

Наибольшие площади на территории урочища занимают нанополигональные морознотрещиноватые пятнистые тундры, валиково-полигональные болота, лиственничные редколесья и редины. Менее распространены мелкобугорковые и ерниковые тундры, ивняки и кустарниковые заросли, нивальные луговины и пойменные разнотравно-злаковые группировки (см. рисунок).

ЛИСТВЕННИЧНЫЕ РЕДКОЛЕСЬЯ И РЕДИНЫ

Редколесья из *Larix dahurica* распространены на древней высокой террасе р. Новой, занимая как слегка наклонную выровненную ее поверхность, так и склоны всех экспозиций. Наибольшей сомкнутости они



Картосхема растительного и почвенного покрова ур. Ары-Мас.

Лиственничные редколесья различных типов: *1а* — редколесья с высокой сомкнутостью крон (до 0.4—0.5), на лесотундровых мерзлотных слабооглеенных почвах в мозаичных сочетаниях с лесотундровыми мерзлотными слабооглеенными оторфованными почвами; *1б* — с малой сомкнутостью крон (0.2—0.3), на лесотундровых мерзлотных слабооглеенных почвах в мозаичных сочетаниях с лесотундровыми мерзлотными слабооглеенными оторфованными почвами; *2* — комплексы лиственничных редин (сомкнутость крон 0.1 и меньше) преимущественно с растительными группировками морознотрещиноватых пятнистых тундр, на тундровых слабооглееных почвах в комплексе с тундровыми остаточно-слабооглеенными и болотно-тундровыми торфянисто-перегнойными почвами; *3* — микрокомплексы растительности морозпотрещиноватых пятнистых тундр, реже мелкобугорковых тундр, на тундровых слабооглеенных почвах в комплексе с тундровыми остаточно-слабооглееными и болотнотундровыми торфянисто-перегнойными почвами; *4* — сочетания и комплексы растительных группировок тундрового типа по ложбинам стока (ивково-ерниковые тундры, нивальные группировки и др.), на болотных мерзлотных торфянисто-глеевых почвах в комплексе с болотно-тундровыми торфянисто-глеевыми почвами; *5* — пойменные разнотравно-злаковые, разнотравно-осоковые и осоковые группировки и заросли ив на аллювиально-дерновых почвах в сочетании с аллювиальными дерново-глеевыми почвами, образующими комплекс с аллювиально-болотными торфянисто-иловато-глеевыми почвами; *6* — комплексы тундровых и болотных растительных группировок на валиково-полигональных формах микрорельефа, на болотных мерзлотных торфянисто- и торфяно-глеевых почвах в комплексе с болотными мерзлотными торфянисто-перегнойными отундровелыми почвами (на древней высокой террасе) и на аллювиально-болотных торфянисто-(торфяно-) иловато-глеевых почвах в комплексе с аллювиально-болотными перегнойно-глеевыми почвами (в пойме); *7* — несформировавшиеся растительные группировки на песчаных и песчано-галечниковых отмелях с аллювиальными слоистыми примитивными почвами; *8* — растительные группировки булгунняхов на тундрово-дерновых, тундрово-глеевых и тундрово-глеевых сухоторфянистых почвах; *9* — озера; *10* — граница проектируемой заповедной территории.

достигают вблизи реки, постепенно изреживаясь при переходе террасы в гербей («хребет»). Сомкнутость крон наибольшая в центральной части урочища, до 0.3—0.5, уменьшаясь в восточной и западной части (0.1—0.2). На увалах гербея в его пониженной части имеются лишь редины лиственницы по пятнистым тундрам (сомкнутость крон менее 0.1), на высоких увалах гербея они переходят в пятнистые тундры с одиночными часто стелющимися деревьями или же без них. Высота деревьев лиственницы в редколесьях небольшая, 4—7 м (до 10 м в наиболее благоприятных условиях), диаметры стволов 10—14 см (имеются отдельные деревья со стволами 25—30 см).

По общему виду деревья почти на всех участках заметно разделяются на три группы:

I — самые старые деревья, имеющие наибольшие диаметры, сильно сбежистые, с искривленными стволами и вершинами, с большим количеством усохших ветвей;

II — средневозрастные деревья, иногда по диаметру стволов приближающиеся к старым, с равномерно развитыми узкими кронами, прямыми стволами и острыми вершинами, с небольшим количеством усохших ветвей, по высоте часто превышающие старые деревья;

III — молодые деревья, многие из которых имеют искривленные стволы, часто разветвленные и на вершине изогнутые.

Плодоношение всех деревьев, особенно старых, удовлетворительное, но шишки очень мелкие, не более 1.5—2.0 см длиной. Подрост на большинстве участков малочислен, однако он обеспечивает существование древостоев той сомкнутости, какая имеется в настоящее время.

Кустарниковый ярус во всех редколесьях обычно слабо развит. Его образуют или *Betula exilis*, или *Ledum decumbens*, всегда с примесью, иногда значительной, ив — *Salix pulchra* и *S. glauca*. В травяно-кустарничковом ярусе обычны *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Vaccinium vitis-idea*, *Valeriana capitata*, *Arctagrostis latifolia*, *Luzula confusa*, виды *Pedicularis*, *Saxifraga* и др. Лишайниково-моховой ярус в редколесьях хорошо развит, сплошной. В нем обычно преобладают *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium turgidum*, *Dicranum congestum*, *D. elongatum*. Участие лишайников всегда небольшое (не более 20—30% покрытия); это *Cladonia sylvatica*, *C. rangiferina*, *C. gracilis*, *C. amaurocraea*, *Stereocaulon paschale*, *Cetraria cucullata*, *C. crispa*, виды *Peltigera* (чаще *P. aphthosa* и *P. polydactyla*).

В редколесьях в большинстве случаев развиты плоскобугорковые формы нанорельефа нередко с морозной трещиноватостью грунтов, иногда с пятнами голого грунта на вершинах бугорков. Вечная мерзлота залегает очень близко — наибольшая глубина оттаивания в 1969 г. составляла 0.5—0.6 м (в редколесьях на крутых склонах до 1.0 м), в 1970 г. — до 0.3—0.4 м. Редколесья приурочены к почвам легкого механического состава (песчаным, супесчаным, легкосуглинистым), развивающимся на древнеаллювиальных отложениях. На основных поверхностях и бугорках в редколесьях распространены лесотундровые мерзлотные слабооглеенные почвы, в понижениях — их оторфованные варианты. В отдельных случаях (на песках) были встречены слабооподзоленные виды лесотундровых мерзлотных почв, в профиле которых наблюдалось развитие иллювиально-гумусовых горизонтов. Характерными особенностями лесотундровых мерзлотных почв редколесий Ары-Маса являются: а) близкое залегание вечной мерзлоты (более близкое, чем на тундровых участках); б) заметная гумусированность всего деятельного слоя почвы; в) слабая дифференциация профиля на горизонты; г) слабая оглеенность и в большинстве случаев отсутствие следов оподзоленности.

На территории Ары-Маса наряду с редколесьями существуют, хотя и встречаются очень небольшими участками, сомкнутые насаждения. Такие участки имеются в центральной части урочища на крутых (15—

30°) склонах, преимущественно западной экспозиции. Древостои этих лиственничников довольно резко отличаются от описанных ранее редколесий не только большей сомкнутостью (до 0.5), но и тем, что молодые деревья обладают большим приростом в высоту, прямоствольны и малосбежисты. Средняя высота лиственниц на таких участках иногда достигает 8 м, а максимальная — 11—12 м; травяно-кустарничковый ярус отличается большим видовым разнообразием, на пробных площадках отмечено до 30 и более видов (*Poa arctica*, *P. alpigena*, *Calamagrostis lapponica*, *Trisetum sibiricum*, *Zerna pumpelliana*, *Vaccinium vitis-idaea*, *V. uliginosum*, *Arctous alpina*, *Empetrum nigrum*, *Dryas punctata*, *Valeriana capitata*, *Nardosmia gmelinii*, *Astragalus subpolaris*, *Hedysarum arcticum*, *Polemonium boreale*, *Saxifraga punctata*, *S. hieracifolia*, *S. cernua*, *Cerastium maximum*, *Cardamine bellidifolia*, *Luzula confusa*, *Delphinium middendorfii*, *Stellaria grassifolia*, *Ranunculus borealis*, *Pyrola grandiflora*, *Potentilla stipularis*, *Papaver lapponicum* ssp. *orientale* и др.).

Большие площади в урочище заняты лиственничными рединами, развитыми на нанополигональных, очень часто с пятнами голого грунта, формах нанорельефа. На повышенных участках древней террасы при переходе к увалам гербея и на пониженных увалах гербея редины переходят в пятнистые тундры, среди которых имеются одиночные полустланиковые и стланиковые формы лиственниц. Обычны комплексы лиственничных редин с пятнистыми трещиноватыми тундрами. Сами же редины, их нижние ярусы в свою очередь еще и микрокомплексны. Это создает большое типовое разнообразие лиственничных редин на территории урочища, несмотря на чрезвычайно сходный их внешний облик.

Сомкнутость крон лиственниц в рединах меньше 0.1. Деревья часто расположены группами по 2—10 шт. Высота их от 1.5 до 5—5.5 м, кроны обычно опущены до земли и при групповом расположении деревьев, смыкаясь, образуют «куст» диаметром до 4—6 метров, над которым возвышаются отдельные стволики с изреженной кроной. Виды кустарников очень редко образуют ярус (*Betula exilis*, *Salix glauca*, *S. pulchra*) высотой до 0.3—0.4 м. В травяно-кустарничковом ярусе обычны *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica, Dryas punctata, Cassiope tetragona, Vaccinium vitis-idaea, Arctagrostis latifolia, Pedicularis lapponica, P. capitata, Nardosmia gmelinii*, *Polygonum bistorta*, *Saxifraga hirculus*, *S. punctata*, *Valeriana capitata* и др. В мохово-лишайниковом ярусе доминируют 1—2 (3) вида мхов (*Hylocomium splendens* var. *alaskanum, Tomenthypnum nitens, Ptilidium ciliare, Aulacomnium turgidum, Dicranum elongatum*). Синузии мхов имеют довольно четкую приуроченность к определенным формам нанорельефа, что в сочетании с такой же приуроченностью синузий травяно-кустарничкового яруса создает резкую микрокомплексность растительного покрова лиственничных редин. Почвенный покров также имеет ярко выраженную комплексность, почвы сильно изменяются под влиянием криогенных явлений (морозное растрескивание, выпирание, деградация органогенных горизонтов при пятнообразовании и т. д.).

Анализ текущего прироста модельных деревьев лиственницы в редколесьях и рединах показывает, что темпы роста лиственницы в высоту в них резко различны. Наибольшая разница в темпах роста приходится на то время, когда деревья еще не достигли высоты 1 м — в рединах преодоление этой «критической» высоты продолжается дольше, чем в редколесьях. Это обусловливается, по-видимому, более суровыми условиями в рединах (открытость ветрам, слабая защита снежным покровом и др.).

По результатам анализа модельных деревьев и образцов подроста можно предварительно охарактеризовать возрастную структуру древостоев урочища и периодичность возобновления. Перестойное поколение деревьев урочища имеет возраст 200—250 лет, оно появилось в первой половине XVIII в. «Старое» поколение появилось около 1800 г.; средневозрастное — в начале второй половины XIX в.; молодое — в начале XX в.

(около 1910 г.); появление современного подроста приурочено к 1930-м и 1950-м годам. Таким образом, можно говорить о разновозрастности древостоев, о шести периодах возобновления, которые, по-видимому, приурочены к наиболее благоприятным климатическим условиям.

НАНОПОЛИГОНАЛЬНЫЕ ПЯТНИСТЫЕ ТУНДРЫ

Нанополигональные морознотрещиноватые пятнистые тундры являются основными зональными растительными группировками данного района. Они занимают все склоны гербеев, кроме самых нижних их частей, примыкающих к сильно увлажненным днищам лощин. Эти тундры широко распространены и на древней высокой террасе р. Новой, особенно на повышенных ее частях, примыкающих к гербею. По существу и лиственничные редины по типу растительного покрова нижних ярусов и по формам нанорельефа представляют в большинстве случаев пятнистые тундры. Во всех типах нанополигональных пятнистых тундр развит нанополигональный рельеф, который представляет собой бугорки диаметром 1—2 м и высотой 0.2—0.3 м, разделенные сетью морозных трещин, иногда заполненных линзами чистого льда. Поверхность бугорков в большинстве случаев неровная, мелкокочковатая. На плоских вершинах бугорков часты пятна голого грунта, окруженные повышенными задернованными валиками. Почвообразующие породы пятнистых тундр на водоразделах представлены переотложенными древнеморскими (?) отложениями средне- и тяжелосуглинистого механического состава. На древней террасе р. Новой распространены древнеаллювиальные отложения преимущественно легкосуглинистого механического состава. В обоих случаях тундровые участки характеризуются сильным проявлением криогенных процессов, обусловливающих морозную трещиноватость почвогрунтов, пятнообразование, солифлюкцию и т. д. В трещиноватых пятнистых тундрах почвенный комплекс обычно трехчленный: из тундровых остаточно-слабооглеенных почв пятен, тундровых слабооглеенных задернованных почв бровок-валиков и болотно-тундровых торфянисто-перегнойных слабооглеенных почв в трещинах-понижениях. В ряде случаев этот комплекс тундровых почв усложняется наличием термокарстовых просадок-понижений, в которых развивается комплекс болотно-тундровых торфянисто- и торфяно-глеевых почв. В таких случаях приходится говорить о комплексе комплексов тундровых и болотно-тундровых почв.

Растительный покров пятнистых тундр также нанокомплексный — растительность пятен, валиков и трещин в большинстве случаев резко различная. Кроме этой нанокомплексности, в пятнистых тундрах существует также более крупная комплексность — чередование участков, разных по составу растительности. Типологическое разнообразие тундр велико. Основными доминантами являются *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona* и некоторые другие виды травяно-кустарничкового яруса. В моховом ярусе обычно господствуют или *Tomenthypnum nitens*, или *Hylocomium splendens* var. *alaskanum*, или *Ptilidium ciliare*, а также некоторые виды рр. *Drepanocladus* и *Dicranum*. Кустарниковый ярус не развит, но обычно участие в растительном покрове ряда видов ив (*Salix pulchra, S. glauca, S. arctica, S. reptans*) и *Betula exilis*, которые низкорослы, часто почти стелющейся формы. По строению растительного покрова и флористическому составу данные тундры относятся к северному варианту подзоны типичных тундр. Таким образом, в Ары-Масе наблюдается необычное явление — лиственничные редколесья и редины лесотундрового типа контактируют непосредственно с типичными тундрами в их северном варианте. Растительные же группировки южных, кустарниковых тундр, обычно примыкающие к редколесьям в других районах, в Ары-Масе почти совершенно отсутствуют, занимая лишь узкие полосы по днищам ложбин стока.

МЕЛКОБУГОРКОВЫЕ ТУНДРЫ

Мелкобугорковые тундры на территории урочища имеют небольшое распространение. Они обычно развиты в нижних частях переувлажненных склонов в пределах полосы редколесий и редин. Характерной их чертой является развитие тех же форм нанорельефа, что и в пятнистых тундрах, *однако на вершинах бугорков пятна голого грунта появляются* редко. Видовой состав растительности и строение растительного покрова аналогичны пятнистым тундрам и нижним ярусам редин. Почвенный покров, как и растительность, комплексный: на основных поверхностях распространены тундровые глеевые оторфованные почвы, на бугорках — тундровые сухоторфянисто-перегнойно-глеевые, а в понижениях-трещинах — болотно-тундровые торфянисто-перегнойно-глеевые почвы.

ЕРНИКОВЫЕ ТУНДРЫ

Ерниковые группировки южнотундрового (северолесотундрового) типа, как мы уже говорили, не являются зональными группировками урочища, как это можно было бы ожидать в связи с распространением здесь лиственничных редколесий. Ерниковые тундры занимают очень небольшие площади и распространены только по ложбинам стока. Обычно в ярусе березки встречается большая или меньшая примесь ив (*Salix glauca*, *S. pulchra*) или багульника (*Ledum decumbens*). Видовой состав растений не отличается своеобразием — в ерниковых тундрах встречаются те же виды растений, что и в окружающих их редколесьях и пятнистых тундрах: в травяно-кустарничковом ярусе — *Carex stans, C. ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Nardosmia frigida*, *Polygonum viviparum*, *Ranunculus borealis*, *Arctagrostis latifolia*, *Eriophorum vaginatum*, *Dryas punctata*, *Vaccinium uliginosum*, *Saxifraga hirculus*, *S. punctata*, *S. cernua*, *Valeriana capitata*, *Rubus chamaemorus*, *Pyrola grandiflora*, *Papaver lapponicum* и др.; в мохово-лишайниковом ярусе — *Hylocomium splenders*, *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*, *Aulacomnium turgidum*, *Drepanocladus vernicosus*, *D. fluitans*, *Sphagnum subsecundum*. Местообитания ерниковых тундр урочища постоянно переувлажнены текучими водами; здесь развиваются болотные мерзлотные торфянисто- реже торфяно-глеевые почвы, которые образуют комплексы с болотно-тундровыми почвами.

ВАЛИКОВО-ПОЛИГОНАЛЬНЫЕ БОЛОТА

Валиково-полигональные болота являются одним из наиболее распространенных ландшафтов урочища. Они почти полностью занимают надпойменную террасу р. Новой в восточной части урочища и всю левобережную надпойменную террасу напротив Ары-Маса. На этих террасах наблюдаются все стадии развития валиково-полигональных систем от первоначального морозного растрескивания грунтов до развитых расширенных трещин, высоких валиков с тундровыми растительными группировками и затопленных полигонов, занятых осоковыми группировками. Валиково-полигональные системы развиты и на высокой древней террасе р. Новой, занимая здесь днища спущенных озер. В настоящее время озер на высокой террасе реки мало, ранее они были распространены шире. Существовавший сток из озер в р. Новую в результате процессов эрозии приводил к размыву русел временных водотоков, полному спуску воды и исчезновению озер. Таким образом возникли своеобразные формы рельефа высокой террасы — расширенные долинообразные лощины стока с плоскими округлыми (бывшими озерными) впадинами в их вершинах. Эти округлые впадины диаметром до 1 км в настоящее время заняты валиково-полигональными системами, находящимися в разных стадиях развития. Они аналогичны системам, развивающимся на надпойменной террасе реки. Микрорельеф их представляет собой пониженные центральные полигоны диаметром 10—15 м, окруженные валиками, высота кото-

рых зависит от стадии развития системы (от нескольких сантиметров до 0.8—1.0 м); валики соседних полигонов разделены глубокими морозными трещинами, заполненными водой и льдом. В большинстве случаев, как на древней, так и на надпойменной террасах реки, в центральных частях полигонов и в трещинах-канавах развиваются мохово-осоковые болотные растительные группировки, на валиках — тундровые моховые осоково-кустарничковые группировки. Наиболее характерными растительными компонентами группировок на полигонах и в трещинах-канавах являются *Carex stans*, *Eriophorum angustifolium*, *E. vaginatum*, виды *Drepanocladus* и *Sphagnum*; на валиках — некоторые виды ив, *Betula exilis*, *Carex ensifolia* ssp. *arctisibirica*, *Dryas punctata*, *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Tomenthypnum nitens*, виды рода *Dicranum* и др. Растительность валиково-полигональных болот по существу правильнее считать комплексом болотных и тундровых растительных группировок на валиково-полигональных формах микрорельефа. Почвенный покров этих систем также комплексный. На древней террасе реки в мочажинах — центрах полигонов и в трещинах-канавах в условиях постоянного интенсивного переувлажнения развиваются болотные мерзлотные торфянисто- и торфяно-глеевые почвы. На валиках переувлажнение бывает периодическим. Торфообразование, видимо, ограничено. Морфологические описания показывают, что ботанический состав торфа и состав современного растительного покрова различны. Это является основанием для введения в название болотных торфянисто-перегнойных почв валиков термина «остаточные». Весьма сходные особенности почвенного покрова характерны и для систем, формирующихся в пойме р. Новой. Отличия их заключаются лишь в большей заиленности торфянистых горизонтов, вследствие чего они относятся к типу аллювиально-болотных почв.

ИВНЯКИ, КУСТАРНИКОВЫЕ ЗАРОСЛИ, ПОЙМЕННЫЕ И НИВАЛЬНЫЕ РАСТИТЕЛЬНЫЕ ГРУППИРОВКИ

На заливаемых пойменных террасах р. Новой развиваются очень разнообразные, с богатым видовым составом группировки, в которых обильны бобовые и злаки. Если присоединить к этим местообитаниям обрывистые, подмываемые рекой склоны, то здесь будет представлено около 80% всего видового состава растений урочища. Многие из них имеются только в этих местообитаниях. На гривах поймы распространены злаково-разнотравные и разнотравно-дриадовые группировки на аллювиально-дерновых почвах. В пониженной части поймы, а также узкими полосами вдоль ручьев и по краю надпойменной террасы р. Новой развиты ивняки, чередующиеся с пушицево-осоковыми группировками в понижениях. Почвы под ними аллювиальные дерново-глееватые и аллювиально-болотные торфянисто-глеевые. Обычными видами ивняков являются *Salix lanata*, *S. glauca*, *S. pulchra*. В нижнем течении ручьев иногда преобладает *Salix boganidensis*. Сомкнутость ивняков довольно высока, до 1.0, при высоте 0.5—1.2 (до 2) м. На высокой древней террасе реки и на гербее группировки ив отсутствуют, что наряду с характером тундровых группировок является показателем довольно северного зонального положения растительности урочища.

Заросли ольховника *Alnaster fruticosa* не были отмечены в Ары-Масе Л. Н. Тюлиной. На пойме и надпойменной террасе встречаются лишь его отдельные кусты. Мы встретили довольно значительные заросли ольховника у р. Улахан-Юрех и в долине ручья южнее оз. Богатырь-Кюэль у границы лиственничных редин, где *A. fruticosa* занимает крутые южные и юго-западные склоны.

В урочище встречены и нивальные группировки. Они располагаются отдельными небольшими участками по некоторым ложбинам стока, где снег залеживается до начала августа (в отдельные годы, возможно, сохраняется до зимы).

ФЛОРА УРОЧИЩА

Флора урочища выявлена далеко не полностью. Ниже мы приводим списки собранных мхов, лишайников и сосудистых растений,[1] так как они представляют большой интерес ввиду крайне северного положения редколесий урочища.

Bryophyta

Sphagnaceae

Sphagnum amblyphyllum Russ.
Sph. angustifolium C. Jens.
Sph. balticum Russ.
Sph. girgensohnii Russ.
Sph. nemoreum Scop.
Sph. orientale Lyd. Sav.
Sph. rubellum Wils.
Sph. subsecundum Nees

Polytrichaceae

Polytrichum alpinum Hedw.
P. fragile Bryhn
P. juniperinum Hedw.
P. strictum Sm.

Dicranaceae

Dicranella cerviculata (Hedw.) Schimp.
Dicranum acutifolium (Lindb. et Arn.) C. Jens.
D. angustum Lindb.
D. bonjeanii De Not.
D. brevifolium Lindb.
D. congestum Brid.
D. elongatum Schleich.
D. groenlandicum Brid.
D. scoparium Hedw.
D. scoparium Hedw. var. *integrifolium* Lindb.
D. spadiceum Zett.
Kiaeria blittii (Br., Sch. et Gmb.) Broth.

Grimmiaceae

Rhacomitrium canescens (Hedw.) Brid.

Mniaceae

Mnium riparium Mitt.
M. stellare Hedw.

Aulacomniaceae

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr.
A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr.

Bartramiaceae

Bartramia ithyphylla Brid.

Amblystegiaceae

Campylium stellatum (Hedw.) Lange et C. Jens.
Drepanocladus aduncus (Hedw.) Mönkem.
D. badius (Hartm.) Roth
D. exannulatus (Br., Sch. et Cmb.) Warnst.
D. fluitans (Hedw.) Warnst.
D. lapponicus (Norrl.) Z. Smirn.
D. latifolius (Lindb. et Arn.) Broth.
D. revolvens (Turn.) Warnst.
D. uncinatus (Hedw.) Warnst.
D. vernicosus (Lindb.) Warnst.

Brachytheciaceae

Tomenthypnum nitens (Hedw.) Loeske

Hypnaceae

Hypnum bambergeri Schimp.
H. revolutum (Mitt.) Lindb.

Hylocomiaceae

Hylocomium splendens var. *alaskanum* (Lesq. et James) Limpr.

---

[1] Весь гербарий сосудистых растений был любезно просмотрен А. И. Толмачевым, злаки — Н. Н. Цвелевым, осоки — Т. В. Егоровой, бобовые — Б. А. Юрцевым, полыни — А. А. Коробковым; особенно большую помощь в определении горбария оказала О. В. Ребристая. Авторы сердечно им признательны.

Lichenes

Peltigeraceae

Peltigera aphthosa (L.) Willd.
P. canina (L.) Willd.
P. erumpens (Tayl.) Vain.
P. malacea (Ach.) Funck
P. polydactyla (Neck.) Hoffm.
P. rufescens (Weis) Humb.
P. scabrosa Th. Fr.
Solorina saccata (L.) Ach.

Cladoniaceae

Cladonia alpicola (Flot.) Vain.
C. amaurocraea (Floerk.) Schaer.
C. chlorophaea (Floerk.) Spreng.
C. cyanipes (Sommerf.) Vain.
C. degenerans (Floerk.) Spreng.
C. fimbriata (L.) Fr.
C. gracilis (L.) Willd.
C. gracilis (L.) Willd. var. *chordalis* (Floerk.) Schaer.
C. mitis Sandst.
C. pyxidata (L.) Fr.
C. sylvatica (L.) Hoffm.
C. rangiferina (L.) Web.
C. pleurota (Floerk.) Nyl.
C. uncialis (L.) Web.
Stereocaulon alpinum (Ach.) Laur.
S. paschale (L.) Hoffm.

Parmeliaceae

Cetraria crispa (Ach.) Nyl.
C. islandica (L.) Ach.
C. nigricans (Retz.) Nyl.
C. cucullata (Bell.) Ach.
C. nivalis (L.) Ach.

Usneaceae

Alectoria ochroleuca (Hoffm.) Mass.
Cornicularia divergens Ach.
Dactylina arctica (Hook.) Nyl.
Thamnolia vermicularis (Sw.) Schaer.

Сосудистые растения

Equisetaceae

Equisetum arvense subsp. *boreale* (Bong.) Rupr.

Lycopodiaceae

Lycopodium selago subsp. *arcticum* (Grossh.) Tolm.

Pinaceae

Larix dahurica Turcz.

Gramineae

Hierochloe alpina (Liljebl.) Roem. et Schult.
Alopecurus alpinus Sm.
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.
A. arundinacea (Trin.) Beal
Calamagrostis lapponica (Wahl.) Hartm.
C. neglecta (Ehrh.) Gaertn., Mey. et Scherb.
C. holmii Lge.
Deschampsia glauca Hartm.
Trisetum sibiricum Rupr.
Koeleria asiatica Domin
Poa arctica R. Br.
P. alpigena (Fr.) Lindm.
P. glauca Vahl
P. bryophila Trin.
Dupontia fisheri R. Br.
Arctophila fulva (Trin.) Anderss.
Festuca brachyphylla Schult.
F. brachyphylla Schult. f. *vivipara*
F. cryophila Krecz. et Bobr.
Zerna pumpelliana (Scribn.) Tzvel.
Z. pumpelliana var. *taimyrensis* (Roshev.) Tzvel.
Roegneria turuchanensis (Reverd.) Nevski

Cyperaceae

Eriophorum angustifolium Honck.
E. scheuchzeri Hoppe
E. vaginatum L.
Kobresia bellardii (All.) Degland
Carex capitata L.
C. stans Drej.
C. ensifolia (Turcz. ex Gorodk.) V. Krecz. ssp. *arctisibirica* Jurtz.
C. vaginata Tausch
C. fuscidula V. Krecz. ex Egor.
C. saxatilis L. s. l.
C. rariflora (Wahlb.) Smith
C. chordorrhiza Ehrh.

Juncaceae

Juncus biglumis L.
J. triglumis L.

J. castaneus Smith
J. arcticus Willd.
Luzula confusa Lindb.
L. nivalis Laest.
L. tundricola Gorodk.

Liliaceae

Tofieldia coccinea Rich.

Salicaceae

Salix nummularia Anderss.
S. arctica Pall.
S. reptans Rupr.
S. glauca L.
S. pulchra Cham.
S. boganidensis Trautv.
S. lanata L.
S. reticulata L.

Betulaceae

Betula exilis Sukacz.
B. middendorfii Trautv. et Mey.
Alnaster fruticosa (Rupr.) Ledeb.

Polygonaceae

Rumex graminifolius Lamb.
R. arcticus Trautv.
Polygonum laxmannii Lepech.
P. bistorta L.
P. viviparum L.

Caryophyllaceae

Stellaria crassifolia Ehrh.
S. ciliatosepala Trautv.
Cerastium maximum L.
C. regelii Ostenf.
Minuartia rubella (Wahlb.) Graebn.
M. macrocarpa (Pursh) Ostenf.
M. arctica (Stev.) Asch. et Graebn.
Melandrium tenellum Tolm.

Ranunculaceae

Caltha palustris L. (?)
Trollius asiaticus L.
Delphinium cheilanthum Fisch. var. *middendorfii* (Trautv.) Nevski
Ranunculus gmelinii DC.
R. sulphureus Soland.
R. affinis R. Br.
R. nivalis L.
R. borealis Trautv.

Papaveraceae

Papaver lapponicum (A. Tolm.) Nordhagen subsp. *orientale* Tolm.

Cruciferae

Eutrema edwardsii R. Br.
Descurainia sophioides (Fisch.) O. E. Schulz.
Cardamine pratensis L.
C. bellidifolia L.
Arabis petraea ssp. *septentrionalis* (N. Busch) Tolm.
Draba micropetala Hook.
D. glacialis Adams.
D. lactea Adams
D. hirta L.

Saxifragaceae

Saxifraga punctata L.
S. hieracifolia Waldst. et Kit.
S. hirculus L.
S. cernua L.
S. caespitosa L.
S. spinulosa Adams
Chrysosplenium alternifolium L.
Parnassia palustris L.

Grossulariaceae

Ribes triste Pall. (?)

Rosaceae

Rubus chamaemorus L.
Comarum palustre L.
Potentilla stipularis L.
Dryas punctata Juz.
Sanguisorba officinalis L.
Rosa acicularis Lindl.

Leguminosae

Astragalus umbellatus Bge.
A. subpolaris Boriss. et B. Schischk.
Oxytropis nigrescens (Pall.) Fisch.
O. arctica ssp. *taimyrensis* Jurtz.
Hedysarum arcticum B. Fedtsch.

Empetraceae

Empetrum nigrum L. s. l.

Onagraceae

Chamaenerium latifolium (L.) Th. Fr. et Lange

Hippuridaceae

Hippuris vulgaris L.

Umbelliferae

Pachypleurum alpinum Ledeb.

Pyrolaceae

Ramischia obtusata (Turcz.) Freyn
Pyrola grandiflora Rad.

Ericaceae

Ledum decumbens (Ait.) Lodd.
Cassiope tetragona (L.) D. Don
Andromeda polifolia L.
Arctous alpina (L.) Niedenzu

Vacciniaceae

Vaccinium vitis-idaea L.
V. uliginosum var. *microphyllum* Lge.

Primulaceae

Androsace septentrionalis L.

Plumbaginaceae

Armeria arctica (Cham.) Wallr.

Polemoniaceae

Polemonium villosum Rud.
P. boreale Adams
P. hyperboreum A. Tolm.

Boraginaceae

Eritrichium sericeum DC.

Scrophulariaceae

Lagotis minor (Willd.) Schischk.
Pedicularis amoena Adams
P. laponica L.
P. sudetica Willd.
P. adamsii Hult.
P. hirsuta L.
P. oederi Vahl
P. capitata Adams
P. sceptrum-carolinum L.

Lentibulariaceae

Pinguicula algida Malysch.

Valerianaceae

Valeriana capitata Pall.

Compositae

Erigeron sp.
Antennaria carpatica (Wahl.) R. Br.
Matricaria grandiflora L.
Tanacetum bipinnatum (Willd.) Sch. Bip.
Artemisia borealis Pall.
A. furcata M. B.
A. tilesii Ledeb.
Nardosmia frigida (L.) Hook.
N. gmelinii (Turcz.) DC.
Arnica angustifolia Vahl
Saussurea tilesii Ledeb.
Taraxacum macilentum Dahlst. (?)

ЛИТЕРАТУРА

Толмачев А. И. (1931). О распространении древесных пород и о северной границе лесов в области между Енисеем и Хатангой. Тр. Полярн. комисс. АН СССР. 5. — Тюлина Л. Н. (1937). Лесная растительность Хатангского района у ее северного предела. Тр. Арктич. инст., 63, Геоботаника.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Заповедник «Столбы»,
г. Красноярск.

(Получено 3 III 1971).

SUMMARY

The forest-islet Ary-Mas on the Taimyr is the most northern massif of all described in world literature (approximately at the latitude 72°30′ north). Sparse woods of *Larix dahurica* are located along the right (southern) bank of the Novaya river, tributary of the river Khatanga. The forest massif is 20 km long and from 0.5 to 3—4 km wide. In the contemporary period the constancy of forest-tundra limit is registered, at the same time no changes in the forest-tundra limits are registered.

УДК 581.524.44(470.318)

И. Л. Зеленецкая, А. Л. Зеленецкий, Л. И. Куракина, Л. А. Сергеев

О ЗОНАЛЬНОМ ТИПЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КАЛУЖСКОЙ ОБЛАСТИ

С 1 рисунком

I. L. ZELENETSKAYA, A. L. ZELENETSKY, L. I. KURAKINA AND L. A. SERGEEV. ON THE ZONAL TYPE OF VEGETATION IN KALUGA REGION

В статье рассматривается спорный вопрос о зональном типе растительности Калужской области и южной границе подзоны хвойно-широколиственных (смешанных) лесов в ее пределах. Использованы данные изучения растительного и почвенного покровов области и результаты сопоставления фитоценозов с определенными типами, видами, разновидностями и разностями (механическим составом) почв.

Проведенные обследования показывают, что Калужская область расположена в южной части подзоны хвойно-широколиственных лесов, в зоне подзолов и дерново-подзолистых почв. Южную границу подзоны хвойно-широколиственных лесов в области целесообразно проводить в соответствии с южной границей ареала ели европейской. Юго-восточная часть Калужской области, где встречаются водораздельные дубовые и изредка ясенево-дубовые леса, представляет собой переходную полосу — «зону вибрации».

Вопрос о зональном типе растительности Калужской области достаточно сложен.

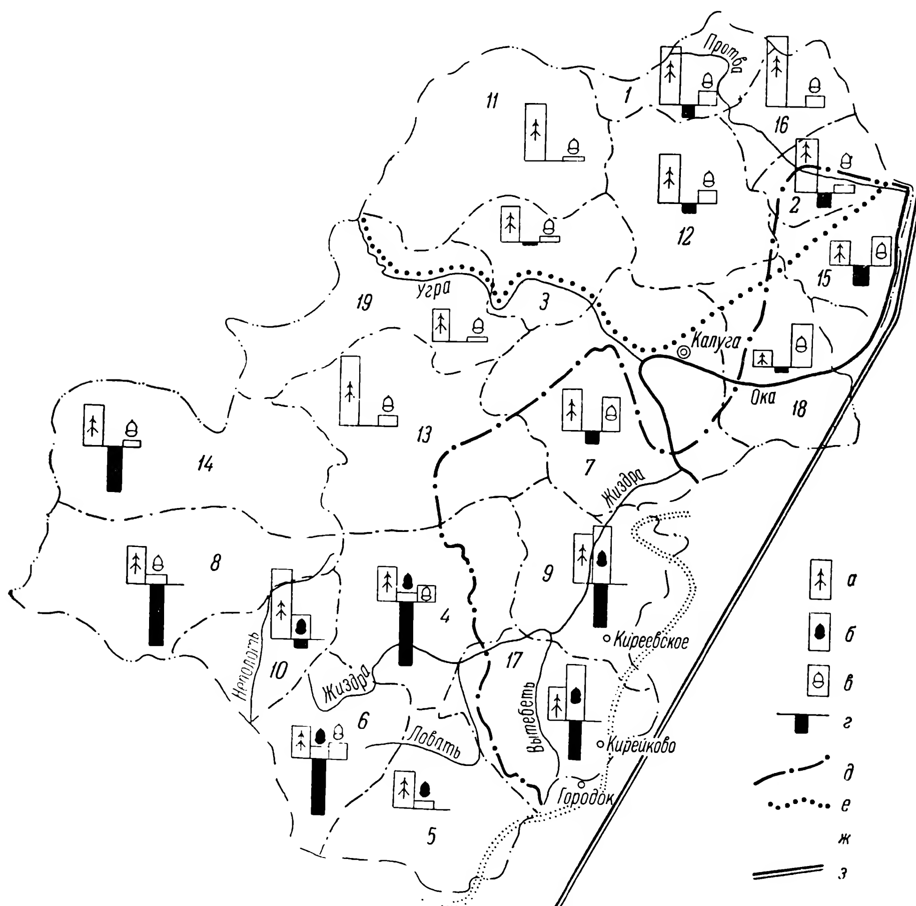
Ботаники, занимавшиеся изучением растительности Калужской области, по-разному проводят здесь южную границу подзоны хвойно-широколиственных (смешанных) лесов; при этом они опираются на такие показатели, как процентное соотношение коренных зональных пород (ели и дуба), степень однообразия растительного покрова и характер почв. Однако принятые критерии не всегда выдерживаются.

Б. А. Федченко (1900), работавший в Калужской губернии, выделил два «района лиственных лесов»: первый — в наиболее распаханной части — в центре губернии (территория Мещовского ополья и прилегающие к нему части Козельского, Перемышльского, Мещовского, Мосальского уездов), где до настоящего времени сохранилось незначительное количество березовых и дубово-березовых лесов на склонах речных долин, а также в долинах и на склонах оврагов и балок; второй район описан им в юго-восточной части Лихвинского уезда, остальную часть губернии он отнес к «району хвойных лесов».

В эти же годы А. Ф. Флеров (1907), описав растительность губернии, отнес ее южную и юго-восточную части «к полосе широколиственных лесов» (см. рисунок). Однако надо иметь в виду, что в то время в состав Калужской губернии входил Лихвинский уезд, отошедший в 1937 г. к Тульской области, а также южная и юго-восточная части Козельского уезда, отошедшие в том же году к Орловской области. Только эти территории можно относить к северной части подзоны широколиственных лесов (засеки: «Вадца», «Ока», «Упа» и часть засеки «Дубенка»). Флеров пишет (1907 : 10), что это «...старые смешанные леса, так называемые „засеки“, которые с перерывами тянутся полосою в Калужской и Тульской губерниях».

В. В. Алехин (1947) на основании рекогносцировочно-маршрутных исследований А. П. Шиманюка (1938) провел южную границу подзоны

хвойно-широколиственных (смешанных) лесов по р. Угре, севернее Калуги, на Серпухов, относя две трети Калужской области к подзоне широколиственных лесов (см. рисунок). Характеризуя растительность этой подзоны, Алехин писал (1947 : 21—22), что «...ель в этой подзоне или отсутствует совершенно, или играет роль незначительной примеси. ...Основной тип растительности всей подзоны — широколиственный. Эта подзона, пожалуй, более чем какая-либо другая, имеет однообразный



Южная граница подзоны хвойно-широколиственных лесов в пределах Калужской области.

а — еловые леса (площадь в процентах от площади всех лесов; условный масштаб: 1 см соответствует 20%); *б* — дубовые леса, высокоствольные водораздельные и приуроченные к склонам речных долин (площадь в процентах от площади всех лесов; условный масштаб: 1 см соответствует 20%); *в* — дубовые леса, низкоствольные, порослевые по склонам к долинам рек, оврагов и балок (площадь в процентах от площади всех лесов; условный масштаб: 1 см соответствует 20%); *г* — широколиственные породы — ясень, клен, ильм (площадь в процентах от площади всех лесов; условный масштаб: 1 см соответствует 2%); *д* — южная граница подзоны хвойно-широколиственных лесов, установленная М. С. Хомутовой и М. П. Соловьевой; *е* — южная граница подзоны хвойно-широколиственных лесов, установленная В. В. Алехиным; *ж* — южная граница подзоны хвойно-широколиственных лесов, установленная А. Ф. Флеровым; *з* — южная граница ареала ели европейской; *1—19* — леспромхозы (номера на карте соответствуют номерам на таблице).

растительный покров: в прежнем — это сплошные дубравы или липодубравы, тянущиеся непрерывной лентой от Калуги до Рязани... В настоящее время это отдельные островки леса, часто широколиственного, но еще чаще мелколиственного, сменившего основной тип. ...Почвы подзоны представляют главным образом серые лесные (по терминологии некоторых авторов называемые лесостепными), имеющие различный механический состав». Что же касается соотношения главных лесных пород, то, по Алехину, оно должно быть таково: дуб — 25%, ель — 2%, липа — 4%, сосна — 5%, осина — 38%, береза — 26%. С мнением Алехина нельзя

согласиться, так как проведенные нами обследования и данные Государственного лесного фонда показывают, что ель сравнительно широко распространена на территории всей Калужской области (занимаемая ею площадь составляет от 8.0 до 18.3% от площади ее лесов). Она образует в большинстве случаев довольно крупные лесные массивы на водоразделах, за исключением Тарусского и Ферзиковского районов (от 3.7 до 5.4% покрытой лесом площади).

Как нами уже не раз отмечалось, растительный покров части Калужской области, отнесенной В. В. Алехиным к широколиственной подзоне, отнюдь не однообразен. Он отличается большой пестротой; наряду с типичными еловыми лесами с *Oxalis acetosella* L., *Pyrola rotundifolia* L., *Ramischia secunda* (L.) Garke, *Linnaea borealis* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L. встречаются широколиственные (дубовые) леса с *Aegopodium podagraria* L., *Asarum europaeum* L., *Asperula odorata* L., *Carex pilosa* Scop., *Stellaria holostea* L. Наблюдаются различия и в процентном соотношении лесообразующих пород. Так, в разных местах дуб составляет от 1.2 до 14.6%, ель — от 3.7 до 18.3%, липа — от 0.1 до 1.3%, сосна — от 3.5 до 32.2%, осина — от 15.6 до 41.8%, береза — от 19.6 до 57.8%.

В области преобладают дерново-подзолистые почвы и лишь в пределах Мещовского и Ульяновского ополий встречаются нетипичные серые лесные; при этом они всегда являются суглинистыми, т. е. однородны по механическому составу.

Почвоведы К. А. Гаврилов и Т. А. Тимошенко (1961) сделали почвенный разрез и описали почвы у дер. Немерзки (территория Мещовского ополья у Сухиничей, где, по утверждению А. Ф. Флерова (1907), был дубовый лес. В настоящее время лесной массив образован редкими старыми дубами (*Quercus robur* L.), составляющими первый ярус, березой (*Betula pendula* Roth) и елью (*Picea abies* [L.] Karst.) во втором ярусе. Подлесок средней густоты из *Corylus avellana* L., *Frangula alnus* Mill., *Acer platanoides* L., *Tilia cordata* Mill. В травяном покрове распространены *Oxalis acetosella*, *Aegopodium podagraria*, *Galeobdolon luteum* Huds., *Stellaria holostea* и различные виды дубравного широкотравья. Почва определена этими исследователями как дерново-слабоподзолистая суглинистая на лёссовидном суглинке. Отсюда явствует, что дубовые леса в этой части области располагаются на почвах, типичных для дерново-подзолистой зоны, связанной с хвойно-широколиственными (смешанными) лесами.

Нельзя согласиться также с М. С. Хомутовой и М. П. Соловьевой (Хомутова, 1963, 1967; Хомутова и Соловьева, 1967; Соловьева и Хомутова, 1969), которые проводят южную границу подзоны хвойно-широколиственных (смешанных) лесов по западным склонам Средне-Русской возвышенности, относя таким образом к подзоне широколиственных лесов одну треть области (северо-восточную, центральную и юго-восточную части — см. рисунок). Хомутова и Соловьева (1967 : 31) указывают, что для этой части области «коренными типами были дубовые леса», сохранившиеся по склонам долин рек, оврагов и балок. На водоразделах распространены в основном вторичные березовые и осиновые леса, так что о былом составе древостоя можно судить по характеру почв и коренных пород.

В результате проведенных геоботанических и почвенных обследований установлено (Зеленецкая, 1964, 1966), что коренным типом растительности на территории всей Калужской области были и являются хвойно-широколиственные леса. Об этом свидетельствуют пестрота растительного покрова, процентное соотношение пород и характер почв.

Еловые леса составляют около 11% от общей площади лесов области. Они не образуют больших массивов, а как бы вкраплены в общий фон сосновых и мелколиственных лесов и чаще всего располагаются на водоразделах, их склонах и очень редко встречаются в древних долинах рек. Произрастают они на подзолистых и дерново-подзолистых почвах различной степени оподзоленности, супесчаных, легкосуглинистых и суглини-

стых, на покровных (бескарбонатных) суглинках и флювиогляциальных песках.

Основной лесообразующей породой является *Picea abies*, образующая, как правило, первый ярус; в качестве примеси встречаются *Quercus robur*, *Betula pendula*, *Populus tremula* L., *Pinus sylvestris* L. Подлесок густой и состоит из *Corylus avellana*, *Frangula alnus*, *Euonymus verrucosa* Scop., *Tilia cordata*, *Sorbus aucuparia* L., *Salix aurita* L., *S. caprea* L. или он совсем отсутствует. Травяно-кустарничковый ярус различной степени сложности. В нем доминируют *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Pyrola rotundifolia*, *Ramischia secunda, Linnaea borealis*, *Majanthemum bifolium* (L.) F. W. Schmidt, *Trientalis europaea* L., *Lycopodium annotinum* L., *L. clavatum* L.; реже встречаются *Moneses uniflora* (L.) A. Gray, *Asarum europaeum*, *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Stellaria holostea*, но иногда последние виды занимают господствующее положение (в ельниках-зеленомошниках и ельниках сложных). Моховой ярус, как правило, густой и представлен *Rhodobryum roseum* (Hedw.) Limpr., *Dicranum scoparium* (L.) Hedw., *D. undulatum* Ehrh., *Mnium cuspidatum* Hedw., *M. undulatum* Hedw., *Climacium dendroides* (L.) Web. et Mohr, *Hylocomium proliferum* Lindb., *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt., *Ptilium crista-castrensis* (Hedw.) De Not., *Polytrichum commune* Hedw., *Rhytidiadelphus squarrosus* (Hedw.) Warnst., *Hypnum arcuatum* Lindb.

Наиболее широко распространены среди еловых лесов области следующие группы ассоциаций: ельники с липой, ельники с лещиной, ельники с дубом, ельники-брусничники, ельники-черничники, ельники-кисличники, ельники-зеленомошники (чистые), ельники-долгомошники, ельники грушанковые, ельники седмичниковые, ельники с линнеей северной.

Широколиственные (дубовые) леса составляют всего около 5% от общей площади лесов Калужской области. Располагаются они рассеянно, небольшими участками (на водоразделах, их склонах, на склонах к долинам рек, оврагов и балок) среди основного массива хвойных и мелколиственных лесов. Почвы под широколиственными лесами дерново-подзолистые и переходные к нетипичным серым лесным, довольно богатые (содержание гумуса от 2 до 3%), с небольшой кислотностью (pH=5—6). Они преимущественно суглинистые, образовавшиеся на лёссовидных суглинках и элювии морены; для них характерна карбонатность материнской породы.

Основной лесообразующей породой является *Quercus robur*, составляющий первый ярус. В качестве примеси в незначительном количестве встречаются *Picea abies*, *Pinus sylvestris*, *Tilia cordata*, *Acer platanoides*, *Ulmus elliptica* C. Koch, *U. laevis* Pall., *Fraxinus excelsior* L.; последний имеется только в юго-восточной части области (от 0.4 до 0.6% площади, покрытой лесом). Подлесок слагается из *Corylus avellana*, *Lonicera xylosteum* L., *Frangula alnus*, *Euonymus verrucosa*, *Daphne mezereum* L., *Padus racemosa* (Lam.) Gilib., *Sorbus aucuparia* и только в юго-восточной части области очень редко (в поймах рек) встречается *Euonymus europaea* L. Травяной ярус имеет различную степень сложности. В нем доминируют *Aegopodium podagraria*, *Asperula odorata*, *Asarum europaeum*, *Galeobdolon luteum*, *Carex pilosa*, *Stellaria holostea*, *Melica nutans* L., *Pulmonaria obscura* Dum.

Наиболее распространены в области следующие типы дубовых лесов: дубняки лещинно-снытевые, лещинно-зеленчуковые, лещинно-волосистоосоковые, дубняки или липо-дубняки волосистоосоковые, дубняки или дубово-осиновые леса с *Aegopodium podagraria*, *Asperula odorata*, *Stellaria holostea*, ясенево-дубовые леса с *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria* (только в юго-восточной части области), дубняки низкоствольные лещинно-мягкокостровые, лещинногребенниковые, тонкокелериевые.

Березовые и осиновые леса, сменившие коренной тип леса и занимающие в настоящее время большую часть водоразделов и их склоны, крайне разнородны (зеленомошники, долгомошники, сфагновые, травяные, болотно-травяные, широкотравные). Почвы под мелколиственными

лесами самые разнообразные по генезису, механическому составу, степени увлажнения и окультуренности.

Более подробно следует остановиться на вопросе о растительности юго-восточной части области. Нельзя не признать, что дубовых лесов здесь больше (от 14.0 до 14.6% покрытой лесом площади), нежели в северо-восточной и центральной частях (от 6.6 до 11.1% площади — низкоствольный, порослевый дуб по склонам к долинам рек, оврагов и балок). Конечно, отсюда еще не следует, что всю юго-восточную часть области можно отнести к подзоне широколиственных лесов. Если и выделять здесь подзону широколиственных лесов, то к ней можно отнести лишь узкую полосу в юго-восточной части Козельского и Ульяновского районов на границе с Тульской областью (от дер. Городок к дер. Кирейково и Киреевское). Только в этой части области встречаются высокоствольные водораздельные дубовые и в незначительном количестве ясенево-дубовые леса с небольшой примесью *Acer platanoides* и *Tilia cordata*, но всегда на фоне ели (*Picea abies*), которая составляет от 8.0 до 12.5% (см. таблицу).

Процентный состав лесообразующих пород в лесах Калужской области

№ п. п.	Лесхозы	Сосна	Ель	Дуб высокоствольный	Дуб порослевый	Ясень	Клен и ильм	Липа	Береза	Осина
1	Боровский . . .	4.7	15.0	—	3.2	—	—	0.3	43.9	30.0
2	Высокиничеcкий	13.9	13.2	—	1.8	—	—	0.4	52.3	18.3
3	Дзержинский	32.9	9.2	—	0.9	—	—	0.1	30.8	25.6
4	Думиничский	3.6	8.5	1.8	3.6	0.4	0.03	1.3	37.4	41.8
5	Еленский . . .	39.5	8.8	1.7	—	—	—	—	30.8	15.7
6	Жиздринский	16.5	8.0	3.3	3.4	0.5	0.4	0.5	33.3	26.4
7	Калужский . .	22.2	10.0	—	8.1	—	—	0.3	32.6	25.9
8	Кировский . . .	6.0	9.4	1.8	—	0.8	0.6	0.2	55.5	23.7
9	Козельский . .	32.2	12.5	14.6	—	0.6	0.06	0.4	19.6	19.2
10	Людиновский	11.5	18.6	6.5	—	0.05	0.02	0.1	40.8	21.6
11	Медынский . .	3.2	14.1	—	0.5	—	—	—	42.3	37.7
12	Малоярославецкий	4.5	13.6	—	3.0	—	—	0.2	38.2	39.5
13	Мещовский . .	7.1	18.3	0.1	2.4	—	—	—	37.5	34.1
14	Спас-Деменский	3.9	10.6	0.06	1.2	—	—	1.2	57.8	23.5
15	Тарусский . .	6.7	5.4	—	6.6	—	—	0.5	47.8	32.2
16	Угодско-Заводский	11.7	18.3	—	2.8	—	—	0.02	49.5	17.0
17	Ульяновский . .	8.7	8.0	14.0	—	0.4	0.2	0.4	30.5	36.3
18	Ферзиковский	3.5	3.7	—	11.0	—	—	0.2	44.3	36.8
19	Юхновский . .	23.0	7.9	—	0.3	—	—	—	50.8	16.1

Представляется, однако, что специфика растительности юго-восточной части Калужской области может быть удачно охарактеризована понятием «зоны вибрации». Данный термин используется в диалектографии (лингвистической географии) для обозначения области, лежащей на границе крупных языковых ландшафтов и сочетающей в себе элементы этих основных ландшафтов (Жирмунский, 1956). Подобные закономерности отмечаются в юго-восточной части Калужской области как в флористическом, так и в геоботаническом отношениях. Наряду с видами растений, характерных для хвойных лесов, здесь отмечаются виды, свойственные широколиственным лесам. Таким образом, несмотря на наличие южных элементов, описываемая часть области имеет все же смешанный тип растительности и не может быть отнесена к подзоне широколиственных лесов. Правильнее рассматривать ее как самую южную полосу подзоны хвойно-широколиственных лесов, лежащую на границе с подзоной широколиственных лесов. Именно в этой части области происходит взаимоналожение ареалов северных (*Picea abies*, *Oxalis acetosella*, *Linnaea*

borealis, *Pyrola rotundifolia*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и др.) и южных видов (*Fraxinus excelsior*, *Euonymus europaea*, *Rhamnus cathartica* L., *Poa bulbosa* L., *Salvia pratensis* L., *Stellaria nemorum* L., *Phlomis tuberosa* L., *Adonis vernalis* L.). Все это создает весьма сложную, пеструю картину как в растительном, так и почвенном покровах (сочетание различных типов еловых и дубовых лесов; сочетание дерново-подзолистых почв различной степени оподзоленности с нетипичными серыми лесными и переходными к нетипичным серым лесным); охарактеризовать ее можно лишь введением особого понятия, каковым, на наш взгляд, и является «зона вибрации». Это подтверждается, в частности, и тем, что такие южные виды, как *Euonymus europaea*, *Rhamnus cathartica*, *Salvia pratensis*, *S. glutinosa* L., *S. verticillata* L., *Filipendula hexapetala* Gilib., *Scabiosa ochroleuca* L., *Poa bulbosa*, *Koeleria cristata* (L.) Pers., *K. glauca* Schrad., *Astragalus onobrychis* L., *Coronilla varia* L., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Adonis vernalis*, *Phlomis tuberosa*, никогда не встречаются на водоразделах, а приурочены к поймам рек и их долинам, тогда как северные виды занимают водоразделы.

Переходный характер растительности и почв юго-восточной части Калужской области подтверждается также непосредственным соседством (сочетанием) фитоценозов, свойственных, с одной стороны, подзоне хвойно-широколиственных, с другой — подзоне широколиственных лесов. Наряду с типичными ельниками-зеленомошниками (с *Vaccinium myrtillus*, *Oxalis acetosella*, *Linnaea borealis*, *Pyrola rotundifolia*,' *P. minor* L., *Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium* в травяно-кустарничковом ярусе) и ельниками сложными (с *Aegopodium podagraria*, *Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*, *Asarum europaeum*, *Stellaria holostea*, *Asperula odorata*, *Pulmonaria obscura*, *Orobus vernus* L.) здесь встречаются различные типы дубрав. Это дубняки лещинно-снытевые, лещинно-зеленчуковые, лещинно-волосистоосоковые, дубняки или липо-дубняки волосистоосоковые, дубняки или осиново-дубовые леса с *Aegopodium podagraria*, дубняки бересклетово-снытевые, дубняки лещинно-звездчатковые и очень редко ясенево-дубовые леса с *Asarum europaeum*, *Aegopodium podagraria*, *Stellaria holostea*, *Carex pilosa*.

Итак, характеризуя растительность Калужской области в целом, следует отнести ее к южной части подзоны хвойно-широколиственных смешанных лесов в зоне подзолов и дерново-подзолистых почв (Роде, 1955; Виленский, 1961).

Расположение нашей области в переходной подзоне (подзона смешанных лесов), и именно в южной части этой подзоны, накладывает своеобразный отпечаток как на почвы (сочетание дерново-подзолистых почв с нетипичными серыми лесными), так и на растительность, отличающуюся здесь большой пестротой (наряду с типичными представителями хвойных лесов встречается значительное количество широколиственных и широкотравных элементов). Южную границу подзоны хвойно-широколиственных лесов представляется целесообразным проводить в соответствии с южной границей ареала ели европейской (Алехин, 1951; Растительный покров СССР, 1951). Лишь при этом условии можно избежать различных толкований вопроса о зональном типе растительности Калужской области.

Подтверждение высказанному положению можно найти и в новейшей геоботанической литературе. Так, Л. Г. Бязров, основываясь на исследованиях Н. А. Коновалова (1936), Б. В. Гроздова (1952) и Н. В. Дылиса и др. (1964), работавших в Козельском и Угодско-Заводском районах Калужской области, пишет: «Анализ географического распространения волосистоосоковых ельников обнаруживает приуроченность их к южной границе ареала ели, вдоль которой они располагаются узкой полосой, значительно вдвигаясь на север» (Бязров, 1966 : 124). Ельники волосистоосоковые отнесены авторами к московскому варианту и «...представляют часть полосы широколиственно-еловых лесов» (Бязров, 1966 : 125). Незначительный процент еловых лесов в пограничных районах юго-за-

падной, южной, юго-восточной и северо-восточной частей области (по границе с Брянской, Орловской и Тульской областями) обусловлен тем, что они находятся вблизи южной границы своего ареала.

Хомутова и Соловьева (Хомутова, 1967; Хомутова и Соловьева, 1967; Соловьева и Хомутова, 1969) относят к подзоне широколиственных лесов также центральную часть Калужской области — левобережья рек Оки и Жиздры (так называемые Мещовское и Ульяновское ополья) с нетипичными серыми лесными почвами. Нам представляется, что растительность этой части области, вследствие своего экстразонального характера, подобно растительности других ополий (Владимирского, Смоленского. Брянского, Касимовского, Стародубского и т. д.), к проблеме зонального типа растительности области отношения не имеет.

Как известно, распространение зональных широколиственных лесов определяется в первую очередь почвенными условиями. Для них свойственны серые лесные почвы (Алехин, 1947, 1951; Вильямс, 1947; Докучаев, 1948; Растительный покров СССР, 1951; Роде, 1955; Виленский, 1961), которых нет в Калужской области, что доказал еще первый исследователь почв губернии Р. С. Ильин (1928). Он назвал почвы ополий «. . . лесостепными деградированными суглинками переходной подзоны на лёссах и лёссовидных породах в пределах второго великого Рисского оледенения» и отметил, что они отличаются от почв лесостепи «. . . меньшей выраженностью характерных для лесных земель морфологических признаков и меньшей законченностью почвообразовательных процессов» (Ильин, 1928 : 14—16).

Нетипичность калужских «серых лесных» почв подтверждается и другими исследованиями, проведенными на современном уровне почвенной науки. «Серые лесные» почвы области (почвы ополий, почвы долины р. Оки и ее притоков: Нары, Протвы, Тарусы, Крушны, Руки, Выссы в их нижнем течении) существенно отличаются от серых лесных почв морфологически и по химическому составу. Они «. . . занимают промежуточное положение между дерново-подзолистыми почвами южной тайги и серыми лесными почвами южной половины Средне-Русской возвышенности. . . . обладают значительной оподзоленностью . . . и по качественному составу гумуса обладают особенностями, сближающими их с дерново-подзолистыми почвами, и отражают их положение на границе природных зон» (Урусевская, 1963 : 6—7, 22).

В последнее время для обозначения почв Мещовского и Ульяновского ополий Т. Л. Быстрицкая и А. Н. Тюрюканов (1965, 1968а, б) предложили термины «ополец» и «ополица», имеющие целью отграничить эти почвы от серых лесных генетически (почвы эти древнепойменного происхождения) и номенклатурно. «Для того чтобы подчеркнуть своеобразие этих почв, их генетическую самобытность, резкое отличие их от типа серых лесных почв (под названием которых они зафиксированы на почвенной карте СССР) и сходство с гидрогенными темноокрашенными почвами, первоначально (при полевом описании) эти и сходные варианты почв были названы нами северными (опольными) смоницами. В дальнейшем для этих почв мы предложили термин ополица (луговая или лугово-болотная палеопойменная почва на древнеаллювиальных лёссовидных суглинках). . . . ополец (дерновая палеопойменная почва на древнеаллювиальных лёссовидных суглино-супесях)» (Быстрицкая и Тюрюканов, 1968б : 55—57).

В заключение следует заметить, что на отнесение Калужской области к подзоне хвойно-широколиственных лесов указывают данные спорово-пыльцевого анализа. Пробы четвертичных отложений, взятые в юго-восточной части Перемышльского района (12 проб) и проанализированные в Центральной лаборатории Главного геологического управления центральных районов палинологом А. Гузманом, дали следующие результаты: сосна до 27%, ель до 11.7%, дуб до 2.5%, береза до 34%, ольха до 4.7%, лещина до 2.7%. Кроме того, в спектре встречено очень большое количество спор зеленых мхов (*Bryales*).

Все это позволяет предположить, что хвойно-широколиственные леса господствовали на территории области уже в нижнечетвертичное, лихвинское межледниковое время.

ЛИТЕРАТУРА

А л е х и н В. В. (1947). Растительность и геоботанические районы Московской и сопредельных областей. — А л е х и н В. В. (1951). Растительность СССР в основных зонах. — Б ы с т р и ц к а я Т. Л., А. Н. Т ю р ю к а н о в. (1965). Почвы Мещовского ополья. В сб.: Природа и сельское хозяйство Калужской области, 3. Тр. Калужск. гос. обл. с.-х. оп. станц., 3. — Б ы с т р и ц к а я Т. Л., А. Н. Т ю р ю к а н о в. (1968а). Почвы Ульяновского ополья Калужской области. В сб.: Природа и сельское хозяйство Калужской области, 4. Тр. Калужск. гос. обл. с.-х. оп. станц., 4.— Б ы с т р и ц к а я Т. Л., А. Н. Т ю р ю к а н о в. (1968б). Почвы Стародубского ополья. В сб.: Природа и сельское хозяйство Калужской области, 4. Тр. Калужск. гос. обл. с.-х. оп. станц., 4. — Б я з р о в Л. Г. (1966). Ареал ельников волосистоосоковых. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 71, 6. — В и л е н с к и й Д. Г. (1954). Почвоведение. — В и л е н с к и й Д. Г. (1961). География почв. — В и л ь я м с В. Р. (1947). Почвоведение. Земледелие с основами почвоведения. — Г а в р и л о в К. А., Т. А. Т и м о ш е н к о. (1961). Почвы Новосельского опытного хозяйства и их агропроизводственная характеристика. В кн.: Агрономическая характеристика почв. — Г р о з д о в Б. В. (1952). Типы лесов Брянской, Смоленской и Калужской областей. — Д о к у ч а е в В. В. (1948). Учение о зонах природы. — Д ы л и с Н. В., А. И. У т к и н а и И. М. У с п е н с к а я. (1964). О горизонтальной структуре лесных биоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 29, 4. — Ж и р м у н с к и й В. М. (1956). Немецкая диалектология. — З е л е н е ц к а я И. Л. (1964). Лесная растительность юго-восточной части Калужской области. Уч. зап. Калужск. гос. пед. инст., естеств. факультет, 13. — З е л е н е ц к а я И. Л. (1966). Эколого-геоботаническая характеристика растительности юго-восточной части Калужской области. Автореф. канд. диссерт. — И л ь и н Р. С. (1928). Почвы Калужской губернии. — К о н о в а л о в Н. А. (1936). Очерк типов хвойно-широколиственных лесов в Брянском лесном массиве. Тр. Ленинград. обл. общ. естествоиспыт., 55, 3. — Р а с т и т е л ь н ы й п о к р о в С С С Р. Пояснительный текст к Геоботанической карте СССР. (1951). Отв. ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочава, I. — Р о д е А. А. (1955). Почвоведение. — С о л о в ь е в а М. П., М. С. Х о м у т о в а. (1969). Опыт геоботанического районирования Калужской области. Бот. журн., 54, 5. — У р у с е в с к а я И. С. (1962). Серые лесные почвы Сухиничи-Мещовского района Средне-Русской провинции. Вестн. МГУ, 6. — У р у с е в с к а я И. С. (1963). Серые лесные почвы центральных районов Калужской области. Автореф. канд. диссерт. — Ф е д ч е н к о Б. А. (1900). Отчет о летних исследованиях. Годичн. отч. импер. общ. испыт. природы. — Ф л е р о в А. Ф. (1907). Калужская флора. — Х о м у т о в а М. С. (1963). Растительность Калужской области. Тр. научно-метод. конф. объед. географов и геологов пед. институтов центр. областей европейск. части РСФСР. (1961—1962). — Х о м у т о в а М. С. (1967). Геоботаническое районирование Калужской области. Матер. межвуз. конф. по геобот. районированию СССР. — Х о м у т о в а М. С., М. П. С о л о в ь е в а. (1967). Растительность Калужской области. Тез. докл. Первой краеведч. конф. Калужской области. — Ш и м а н ю к А. П. (1938). Некоторые данные о растительности средней и юго-западной части Московской области.

Калужский государственный
педагогический институт.

(Получено 18 III 1970).

ZUSAMMENFASSUNG

Infolge der durchgeführten Untersuchungen wurde es festgestellt, daß das Kalugaer Gebiet im südlichen Baum der Mischwald-Unterzone, in der Zone der Bleicherde (Podsol) und der podsoligen Rasenböden liegt. Der südöstliche Gebietsraum, wo Wasserscheideeichenwälder und seltener Eschen-Eichenwälder getroffen werden können, muß als der Übergangsstreifen zwischen der Mischwald-Unterzone und der Unterzone der breitblätterigen Laubwälder ausgelegt werden. Es scheint zweckmäßig zu sein, die südliche Mischwaldgrenze im Gebiet in der Übereinstimmung mit der südlichen Arealgrenze der *Picea abies* festzulegen. Nur unter dieser Bedingung kann man verschiedene Auslegungen der Frage über der zonalen Vegetationstyp des Kalugaer Gebiets vermeiden.

УДК 621.385.833.001.2 : 581.17 : 581.135.4 : 581.46

А. Е. Васильев

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО УЛЬТРАСТРУКТУРЕ КЛЕТОК НЕКТАРНИКОВ ЦВЕТКА

С 2 рисунками и 5 таблицами рисунков

A. E. VASILIJEV. NEW DATA ON THE ULTRASTRUCTURE OF THE CELLS OF FLOWER NECTARY

Клетки нектарников 5 видов растений — *Ranunculus acris* L., *Philadelphus* sp., *Heracleum* sp., *Convolvulus arvensis* L. и *Lilium dahuricum* Ker-Gawl. в период секреции нектара резко различаются между собой по важнейшим ультраструктурным признакам — степени развития и типу эндоплазматического ретикулума, состоянию аппарата Гольджи, по особенностям ядра, митохондрий, пластид, гиалоплазмы, наличию и характеру запасных веществ, а также по степени вакуолизации. Клетки нектарников *Ranunculus*, *Philadelphus* и *Lilium* имеют черты ультраструктуры (развитый агранулярный ретикулум и др.), характерные для терпеноидогенных секреторных клеток. Клетки нектарников *Convolvulus* сочетают в себе признаки меристемы (слабое развитие ретикулума и др.) дифференцирующихся и стареющих клеток. У *Heracleum* они довольно сильно вакуолизированы и менее насыщены органеллами, чем у остальных исследованных родов, однако и они выглядят заметно более активными по сравнению с клетками обычной паренхимы. Эпидермис нектарника имеет сходную ультраструктуру с клетками основной ткани, но обычно сильнее вакуолизирован.

Различия в ультраструктуре нектарников рассматриваются как свидетельство в пользу гипотезы о том, что транспорт нектара идет в основном по апопласту. Протопласт клеток нектарников *Ranunculus, Philadelphus* и *Lilium*, вероятно, участвует в синтезе стероидных гормонов, регулирующих репродуктивные процессы.

В настоящее время не существует единой точки зрения о механизмах нектарообразования и нектаровыделения. Большинство авторов считает, что нектар образуется в протопластах клеток паренхимы нектарника и транспортируется непосредственно по ним. Обычно предполагают, что при этом паренхимные клетки с помощью механизмов активного транспорта поглощают из выделяемого флоэмными окончаниями проводящих пучков сока компоненты будущего нектара в мономолекулярной форме; после этого последние движутся по симпласту (через плазмодесмы), видоизменяются и в виде нектара активно секретируются наружу (см. обзорные работы: Schnepf, 1965, 1966, 1969; Lüttge, 1966, 1969; Ziegler, 1966, 1968). Выделение компонентов нектара наружу происходит по эккринному типу (в мономолекулярной форме). Н. М. Панкратова (1950) пришла к выводу, что передвижение нектара по клетке обусловлено полярностью цитоплазмы: проксимальная (ближайшая к проводящему пучку) часть цитоплазмы обладает высокой способностью связывать и удерживать сахара, а дистальная — низкой, поэтому в проксимальной части происходит поглощение сахара, а в дистальной — его выделение. Мерсер и Ратгебер (Mercer a. Rathgeber, 1962), Эйме (Eymé, 1966а, б, 1967) и Фан (Fahn, 1969) на основании электронномикроскопического исследования нектарников *Abutilon*, *Ficaria*, *Diplotaxis* и *Lonicera* сделали заключение, что секреция нектара происходит с помощью пузырьков (т. е. по гранулокринному типу) при участии эндоплазматического ретикулума, а также (по мнению Эйме) аппарата Гольджи. Уча-

стие ретикулума во внутриклеточном транспорте сахаров предполагается также Шнепфом (Schnepf, 1966).

Недавно на основе анализа имеющихся данных по ультраструктуре клеток нектарников и результатов собственных исследований нектарника *Acer platanoides* L. мы выдвинули гипотезу о том, что протопласт клеток основной ткани непосредственного участия в транспорте нектара не принимает (Васильев, 1969). При этом мы предположили, что флоэмный сок поступает в клеточные оболочки и межклетники («свободное пространство») паренхимы нектарника и движется в основном по ним, не входя в цитоплазму и вакуоли. «Насос», с помощью которого происходит транспорт, локализован не в плазмалемме и эндоплазматическом ретикулуме паренхимных клеток, а во флоэме. Роль протопласта клеток сводится к обеднению этого сока некоторыми веществами и изменению состава и содержания сахаров, т. е. состоит в преобразовании флоэмного сока в нектар, а также в реабсорбции выделившегося нектара.

В целях получения новых данных для обоснования выдвинутой гипотезы было предпринято электронномикроскопическое исследование флоральных нектарников у ряда видов растений. Результаты этого исследования и приводятся в настоящей работе.

Материал и методика

Изучались клетки основной ткани и эпидермиса у 5 видов растений — *Ranunculus acris* L., *Philadelphus* sp., *Heracleum* sp., *Convolvulus arvensis* L. и *Lilium dahuricum* Ker-Gawl. в фазу активной секреции нектара (в период пыления пыльников). У чубушника и лилии изучались также нектарники бутона незадолго до раскрывания цветка, у лютика — нектарники увядших лепестков, а также ткани лепестка цветущего и увядшего цветков. Сбор материала проводился в течение 1966—1970 гг. в теплую солнечную погоду в 10—11 часов утра с растений, произрастающих в Ленинграде в парке Ботанического института Академии наук СССР.

Нектарники чубушника фиксировались осмием по Колфилду, лютика, борщевика и лилии — осмием и глутаральдегидом-осмием, нектарники вьюнка, кроме того, фиксировались перманганатом калия. Материал заливался в метакрилат (после фиксации по Колфилду), аралдит, эпон или в смесь аралдит-эпон. Контрастирование — уранилацетатом (при проводке) и цитратом свинца. Срезы приготовлялись на ультрамикротоме Рейхерт. Исследование проводилось с помощью электронных микроскопов Тесла БС-242 и БС-413. Соотношение площади, занимаемой различными компонентами клеток нектарника (за исключением ядра), определялось (у чубушника и борщевика) весовым методом на отпечатках размером 24×30 см, полученных с негативов при увеличении 3.5 тыс. (исследованы по 2 клетки каждого вида растения).

Результаты

(Табл. I—V, см. в конце номера)

Нектарники исследованных растений состоят из эпидермиса с устьицами или без них (лютик) и многослойной основной ткани. Они снабжены проводящей системой, состоящей из мелких пучков.

Ranunculus acris. Нектарник имеет вид чаши, расположенной в основании лепестка, и снаружи прикрыт чешуйкой. Основная ткань состоит из мелких (10—15 мк) клеток почти без межклетников, с неравномерно утолщенными (от 0.1 до 2 мк) осмиофильными оболочками тонкогранулярной однородной структуры. В неутолщенных местах располагаются группами многочисленные плазмодесмы; к ним приурочены трубочки агранулярного ретикулума. Канал плазмодесм выстлан плазмалеммой и содержит центральный плотный стержень. Плазмалемма имеет довольно правильный контур, ломасомы крайне редки. Между плазма-

леммой и оболочкой выявляется узкая (около 500 Å) светлая зона. Центральная вакуоля отсутствует, а в цитоплазме находится большое число округлых вакуолей различной величины, часть которых содержит обрывки мембран, пузырьки и осмиофильные хлопьевидные включения, свидетельствующие о том, что в них происходит локальный автолиз цитоплазмы. В более глубоко расположенных клетках основной ткани вакуолей больше, они крупнее и часто отделяются друг от друга лишь тонкими тяжами цитоплазмы.

Гиалоплазма довольно плотная. Рибосомы многочисленные, после осмиевой фиксации они выглядят собранными в полисомы из 5—10 единиц, после глутаровой фиксации отчетливых полисом не выявляется. Эндоплазматический ретикулум развит довольно сильно и представлен почти исключительно агранулярной формой — в виде анастомозирующих трубочек и коротких цистерн, а также пузырьков (табл. I, *а*). Последние особенно характерны для клеток, фиксированных осмием. Цистерны гранулярного ретикулума встречаются очень редко. Аппарат Гольджи состоит из довольно большого числа поляризованных диктиосом с признаками гиперсекреции, окруженных многочисленными пузырьками двух типов — крупными, прозрачными, и мелкими, сероватыми.

Митохондрий сравнительно много (40—60 на срез клетки). Они имеют обычно эллипсоидальную, реже вытянутую форму, небольшой (около 0.3 мк) размер, содержат прозрачный матрикс и сравнительно немного коротких узких крист (табл. I, *а*). После фиксации глутаральдегидом митохондрии выглядят разбухшими. Пластид также много, но заметно меньше, чем митохондрий. Они представлены довольно мелкими (до 1 мк) обычно эллипсоидальными лейкопластами (табл. I, *а*, *б*). Лейкопласты лишены крахмала, имеют низкоплотный матрикс, в котором расположены в беспорядке мелкие осмиофильные пластоглобулы различной плотности. Число глобул на срез пластиды варьирует: у большинства лейкопластов их немного (10—15), у некоторых они занимают основную площадь среза. В некоторых лейкопластах выявляется трубчатый комплекс. Мембранная система пластид представлена одиночными короткими ламеллами, пузырьками и трубочками.

Ядро имеет правильную форму и располагается в центре клетки. Хроматин имеет вид густой мелкой сети. Нуклеоплазма менее плотная, чем гиалоплазма. Ядрышко одно. Ядерная оболочка агранулярная, поры в ней выявляются плохо.

Микротела с гомогенным плотным содержимым встречаются довольно редко. Они не связаны с элементами ретикулума. В цитоплазме находятся крупные (3—5 мк) скопления мелких прозрачных пузырьков (табл. I, *б*), описанные Эйме (1967) для клеток нектарников *Ficaria* и рассматриваемые им как производные диктиосом. Эти образования сохраняются без изменений и в клетках стареющего нектарника, вплоть до их отмирания; этим они отличаются от аналогичных образований нектарников чистяка, разрушающихся при переходе к секреции нектара (Eymé, 1967). Запасные вещества представлены довольно крупными липидными каплями, не имеющими видимой ограничивающей мембраны.

Клетки эпидермиса нектарника построены в общем так же, как и клетки основной ткани. Снаружи их неравномерно утолщенная оболочка покрыта тонким (0.10—0.15 мк) слоем кутикулы. В цитоплазме большинства клеток эпидермиса и субэпидермиса встречаются так называемые «добавочные ядра» — образования, состоящие из многочисленных концентрически расположенных цистерн или одиночных параллельных мембран с пластидами, митохондриями и микротелами в центральной части (табл. I, *а*). Промежутки между цистернами обычно заняты гиалоплазмой с рибосомами. По-видимому, эти образования связаны с локальным автолизом цитоплазмы и появлением на их месте вакуоли.

Клетки нектарника резко отличаются по ультраструктуре от клеток эпидермиса и мезофилла несущего их лепестка. Последние очень сильно вакуолизированы, в узком постенном слое цитоплазмы встречаются вы-

тянутые хромопласты с одиночными ламеллами, редкими пузырьками и многочисленными крупными осмиофильными глобулами, располагающимися в 1—2 ряда в довольно плотной с фибриллами строме. Наши данные о наличии в хромопластах ламеллярной системы и плотного матрикса отличаются от данных Фрей-Висслинга и Крейтцера (Frey-Wyssling u. Kreutzer, 1958), наблюдавших дегенерацию стромы и полное разрушение мембран хромопластов лепестков лютика уже при раскрывании цветка. Это расхождение, вероятно, объясняется тем, что этим авторам не удалось получить адекватной фиксации материала.

В отличие от нектарников митохондрии лепестков содержат многочисленные кристы и плотный матрикс, рибосомы выглядят собранными в полисомы и после глутаровой фиксации, а клеточная оболочка на всем ее протяжении имеет одинаковую и небольшую толщину, эндоплазматический ретикулум представлен почти исключительно гранулярной формой. У части диктиосом цистерны имеют трубчатые продолжения, от которых иногда отчленяются окаймленные пузырьки. Микротел почти столько же, сколько и митохондрий (3—5 на срез клетки).

В клетках стареющего нектарника возникает крупная центральная вакуоля, гиалоплазма просветляется, число рибосом уменьшается, образуются длинные профили гранулярного ретикулума. Резко увеличивается число микротел. Митохондрии и пластиды заметно не изменяются. Размер клеток не увеличивается.

Philadelphus sp. Нектарник имеет вид диска и представляет собой верхнюю часть нижней завязи. Основная ткань его состоит из довольно мелких (15—30 мк) изодиаметрических клеток со слегка осмиофильными тонкими оболочками и пронизана системой узких межклетников, локализованных главным образом в углах клеток. Оболочки смежных клеток слиты в одну гомогенную структуру толщиной 0.1—0.2 мк, срединная пластинка не выявляется. Плазмодесмы встречаются редко. Контур плазмолеммы обычно неправильный, она образует многочисленные простые складки. Между плазмалеммой и оболочкой выявляется узкий прозрачный слой (табл. II). Центральная вакуоля чаще отсутствует, и вакуолярный аппарат представлен цитоплазматическими вакуолями амебоидной формы и различного размера с тонкофибриллярным содержимым.

Значительную часть площади среза клетки обычно занимают многочисленные крупные (до 5 мк) липидные включения и амилопласты (см. таблицу). Липидные включения имеют округлую форму и правильный или слегка волнистый контур (табл. II). Они окружены мембраной, отличной от тонопласта. Обычно они выглядят состоящими из двух компонентов — прозрачной центральной части и широкой осмиофильной гомогенной каймы по периферии. Крупные (до 3 мк) неправильной формы амилопласты заполнены 1—3 крахмальными зернами, обычно занимающими основную часть площади среза пластиды (табл. II). Внутренняя мембранная система пластид развита слабо, она состоит из редких коротких ламелл и мелких прозрачных пузырьков. Строма имеет низкую электронную плотность, пластоглобулы редкие и мелкие, сероватые.

Хорошо развит агранулярный ретикулум в виде системы неправильных анастомозирующих трубочек (табл. II), часть которых несет редкие рибосомы. Цистерны гранулярного ретикулума обычно отсутствуют. Аппарат Гольджи не обнаруживает признаков гиперсекреции. Он представлен редкими, без отчетливой полярности диктиосомами, состоящими из 5—7 прямых цистерн. Около диктиосом находится небольшое число мелких прозрачных пузырьков Гольджи, а также единичные окаймленные пузырьки.

Митохондрии многочисленные (30—40 на срез клетки), конденсированного типа, с длинными густыми кристами и очень плотным матриксом (табл. II). Форма их на срезе округлая или реже сильно удлиненная, размер 0.2—0.3 мк, контур неправильный. Внутрикристные промежутки расширенные, прозрачные, интрамитохондриальные гранулы отсутствуют. Площадь, занимаемая митохондриями, составляет 2—3% от площади

Соотношение площадей (в %) клеточных компонентов (за исключением ядра) в нектарниках чубушника (*Philadelphus* sp.) и борщевика (*Heracleum* sp.)

Клетка	Оболочка	Вакуоли	Митохондрии	Пластиды	Цитоплазма	Липидные капли	Итого
Чубушник							
1-я	5	26	3	19	31	16	100
2-я	4	32	2	10	31	21	100
Борщевик							
1-я	7	63	5	0	25	0	100
2-я	6	66	5	1	22	0	100

среза клетки (см. таблицу). В цитоплазме встречается довольно много микротел обычно округлой, реже удлиненной формы, несколько мельче митохондрий, заполненных сильно осмиофильным тонкогранулярным веществом (табл. II). Обычно они тесно связаны с элементами агранулярного ретикулума. Гиалоплазма характеризуется низкой плотностью, рибосом мало, они собраны в редкие полисомы неправильной конфигурации. Ядро обычно правильной округлой формы, с крупным ядрышком, диффузным хроматином и двумембранной агранулярной ядерной оболочкой, без заметных пор. В цитоплазме изредка встречаются мелкие цитосегресомы. Ломасом и мембранных пузырьков (в смысле Эйме) нет.

Клетки эпидермиса папиллезно вытянуты, наружная их стенка устроена своеобразно. Она состоит из двух слоев: собственно оболочки, имеющей такую же толщину и структуру, как у остальных стенок, и сплошной (без пор) гомогенной кутикулы толщиной 0.2 мк, которая на срезах имеет вид зубцов с закругленной верхушкой (табл. I, *в*). В центральную часть зубцов заходит на 1/3—1/2 их высоты очень узкий слой оболочки. Зубцы, очевидно, представляют собой сечения параллельных выступов на наружной стенке.

Эпидермальные клетки вакуолизированы сильнее, чем клетки основной ткани нектарника: они всегда имеют центральную вакуолю. Протопласт их поляризован, ядро, амилопласты и липидные включения обычно располагаются во внутренней половине клетки, а в наружной (свободной) половине находится постенный слой цитоплазмы с трубочками ретикулума и митохондриями. В остальном клетки эпидермиса построены так же, как и клетки основной ткани.

Клетки нектарника бутона незадолго перед распусканием имеют почти такое же строение, как и в раскрывшемся цветке. Они отличаются несколько меньшим развитием агранулярного ретикулума, микротел и пластоглобул в амилопластах, бо́льшим числом неактивных диктиосом и наличием единичных гранул на некоторых срезах митохондрий.

***Heracleum* sp.** В качестве нектарника функционирует верхняя бесцветная часть нижней завязи (стилоподий). Клетки основной ткани мелкие (10—15 мк), с осмиофильными тонкими (0.2—0.3 мк) стенками. По углам клеток выявляются мелкие межклетники. Плазмодесмы встречаются довольно часто; они собраны в группы. Плазмалемма имеет зубчатый контур, между нею и оболочкой выявляется узкий прозрачный слой. Клетки находятся на различных этапах вакуолизации. Большинство их имеет центральную вакуолю и относительно неширокий слой постенной цитоплазмы, в котором находится и ядро. У немногих клеток ядро занимает центральное положение, мелкие вакуоли располагаются по клеточной периферии. В промежуточном состоянии находятся клетки, у которых в центральной части располагается несколько мелких вакуолей, разделенных узкими (0.1 мк) тяжами цитоплазмы. Постенный характер вакуолизации отмечен также для клеток секретирующих нектарников некоторых представителей сем. *Caryophyllaceae* (Zandonella, 1970a).

Митохондрий немного (10—25 на срез клетки), и они занимают небольшую относительную площадь (см. таблицу). Обычно они имеют эллипсоидальную форму и диаметр 0.4—0.6 мк, реже встречаются вытянутые митохондрии. Кристы довольно длинные, неразбухшие, густые (табл. III). В митохондриальном матриксе, имеющем такую же плотность, как и гиалоплазма, выявляются черные гранулы (до 10 на срез органеллы). Микротела, заполненные рыхло расположенными фибриллами (табл. III), встречаются не на всех срезах клеток. Пластиды в виде мелких (несколько крупнее митохондрии) бескрахмальных лейкопластов с плотной стромой, неправильными трубочками и немногочисленными мелкими глобулами, встречаются редко (0—4 на срез клетки, см. таблицу). Некоторые лейкопласты образуют чашевидные инвагинации, в которых иногда находится митохондрия.

Эндоплазматический ретикулум развит довольно слабо. Он представлен длинными ламеллами с параллельными гранулярными мембранами (табл. III). Ламеллы располагаются поодиночке или образуют группы по 3—6, они тянутся обычно параллельно клеточной или ядерной оболочке. Агранулярные элементы почти не выявляются. Диктиосомы редки (1—3 на срез клетки), не имеют ярко выраженной полярности и окружены обычно немногочисленными мелкими пузырьками Гольджи. Гиалоплазма довольно плотная, со сравнительно редкими полисомами, состоящими из 3—5 единиц. Липидные капли не обнаружены.

Ядро имеет обычно правильную форму, реже в нем выявляются глубокие инвагинации. Хроматин собран в довольно крупные осмиофильные глыбки, не приуроченные к ядерной оболочке; нуклеоплазма относительно плотная (табл. III). Ядрышко крупное, более плотное, чем хроматин. Поры в ядерной оболочке выявляются плохо, мембрана ее, обращенная в цитоплазму, несет редкие группы рибосом.

Для клеток нектарников борщевика характерны картины локального автолиза цитоплазмы. Они выявляются в виде цитосегресом — участков цитоплазмы с рибосомами, иногда лейкопластом, митохондрией или с диктиосомой, изолированных одной или несколькими концентрически расположенными ламеллами, а также в виде мелких автолитических вакуолей, содержащих осмиофильные хлопья, фрагменты мембран, миелиновые фигуры и пузырьки. Цитосегресомы и автолитические вакуоли в некоторых случаях располагаются таким образом, что создается впечатление их слияния с центральной вакуолей (табл. III). Находящиеся в последней пузырьки и осмиофильные хлопья, по-видимому, представляют собой продукты локального автолиза цитоплазмы, за счет которого, как и в клетках нектарника *Beta* (Zandonella, 1970б), происходит образование и рост центральной вакуоли.

В цитоплазме довольно часто встречаются «мембранные пузырьки», описанные Эйме (1967) для нектарника *Diplotaxis erucoides* DC. Они представляют собой образования различного размера, ограниченные одномембранной оболочкой и содержащие многочисленные разнокалиберные пузырьки и трубочки, которые погружены в прозрачный матрикс (табл. III). Часть трубочек и пузырьков связана с ограничивающей эти образования мембраной. Подобные образования, содержащие пузырьки, другими авторами обычно обозначаются как мультивезикулярные тела. Некоторые из них выглядят анастомозирующими с плазмалеммой, другие с тонопластом центральной вакуоли, а часть находится в последней в удалении от тонопласта (табл. III); связи их с элементами ретикулума обычно не наблюдается.

Клетки эпидермиса нектарника более крупные (до 30 мк), сильно вакуолизированные. По ультраструктуре протопласта они сходны с клетками основной ткани. Наружная утолщенная стенка их построена подобно наружной стенке эпидермальных клеток нектарника чубушника, но слой собственно оболочки более толстый, а выступы не всегда бывают правильными.

Convolvulus arvensis. Нектарник имеет вид ярко-оранжевого кольца, охватывающего завязь (рис. 1). Основная ткань его состоит из мелких (15—25 мк) изодиаметрических невакуолизированных клеток. Электронномикроскопический облик их цитоплазмы определяют пластиды и в меньшей степени митохондрии. Пластиды представлены хромопластами, число которых на срез клетки достигает 10, а диаметр 3.5 мк. После фиксации осмием или глутаральдегидом-осмием они имеют довольно правильную округлую форму, после фиксации перманганатом форма их становится амебоидной. Основная часть площади сечения хромопласта занята пластоглобулами, число которых достигает 50, а диаметр 0.8 мк. После осмиевой и глутаральдегидной фиксации глобулы выглядят равномерно черными (табл. IV, *а*), после перманганатной фиксации по периферии глобул выявляется черная кайма шириной 0.08—0.10 мк, центральная же часть остается совершенно прозрачной (табл. IV, *б*). В хромопластах имеется внутренняя мембранная система в виде довольно редких ламелл, часто окружающих пластоглобулы. Строма пластид выглядит довольно плотной (как и гиалоплазма) после осмиевой или глутаральдегидной фиксации и прозрачной после фиксации перманганатом. На срезах некоторых пластид видны 1—3 мелких крахмальных зерна.

Митохондрии довольно крупные (0.7—1.0 мк), после осмиевой и глутаральдегидной фиксации, как правило, почти шаровидные (табл. IV, *а*), очень редко удлиненные. После фиксации перманганатом форма их очень неправильная (табл. IV, *б*). Число митохондрий на срез клетки достигает 50. Кристы узкие (при всех способах фиксации), обычно длинные, весьма многочисленные. В некоторых митохондриях они располагаются концентрически. Матрикс имеет такую же плотность, как и гиалоплазма. Иногда в нем выявляются редкие гранулы.

Эндоплазматический ретикулум развит слабо. Он представлен одиночными гранулярными ламеллами, распределенными в беспорядке по цитоплазме, реже ламеллы образуют группы по 2—3. Аппарат Гольджи находится в покоящемся состоянии. Диктиосомы, число которых на срез клетки не превышает 5, состоят из 5—6 цистерн без признаков полярности и окружены редкими мелкими пузырьками.

Гиалоплазма весьма плотная. Рибосомы собраны в полисомы. В цитоплазме иногда встречаются липидные капли таких же размеров и плотности, как и пластоглобулы, а такжеануклеоидные микротела (1—3 на срез клетки) с гомогенным зернистым матриксом. Они не обнаруживают связи с ретикулумом.

Ядро имеет обычно правильную сферическую форму, реже (особенно после перманганатной фиксации) в нем выявляются глубокие выемки и тогда оно выглядит лопастным. Хроматин собран в редкие крупные глыбки, приуроченные к периферии ядра. Нуклеоплазма зернистая, плотность ее почти такая же, как и у гиалоплазмы. В ядерной оболочке много пор, диаметр их (при перманганатной фиксации) составляет 0.1 мк. В целом ядро напоминает по ультраструктуре ядро клеток нектарника огурца; правда, у последнего зернистость нуклеоплазмы менее выражена. Наружная мембрана ядерной оболочки со стороны цитоплазмы несет очень редкие рибосомы.

Вакуоли, видимые у большинства клеток только под электронным микроскопом, занимают обычно небольшую часть площади среза клетки. После глутаральдегидной фиксации форма их неправильная, иногда тонопласт обнаруживает выросты, напоминающие элементы ретикулума, после осмиевой фиксации вакуоли обычно округлые. В вакуолях выявляются единичные «мембранные пузырьки», содержащие миелиновые фигуры, везикулы и трубочки, а также осмиофильные хлопья и сгустки. Эти структуры обычно в вакуолях в настоящее время рассматривают как признаки процессов локального автолиза цитоплазмы. У большинства клеток картины локального автолиза встречаются редко. Лишь у небольшой части клеток имеется центральная вакуоля, заполненная концентрически расположенными мебранами, прозрачными пузырьками, фрагментами мем-

бран и осмиофильным осадком в виде рыхлых хлопьев и плотных сгустков. После перманганатной фиксации типичные вакуоли не выявляются, вместо них встречаются так называемые превакуолярные тела — образования неправильной формы с темным содержимым, несущие выросты в сторону цитоплазмы, не отличимые от элементов ретикулума.

Клеточные стенки тонкие (0.2—0.3 мк), осмиофильные, зернистые, с обычно неясной срединной пластинкой. Плазмодесмы встречаются очень редко. Межклетники довольно крупные, клетки на срезах имеют округлую форму. Плазмалемма слабоволнистая, ломасом почти нет. Между плазмалеммой и оболочкой имеется прозрачный слой.

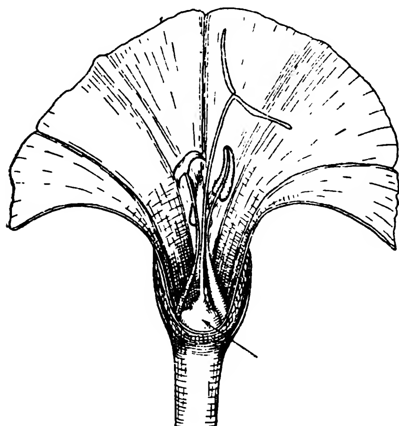


Рис. 1. Цветок *Convolvulus arvensis* L.
Нектарник обозначен *стрелкой*.

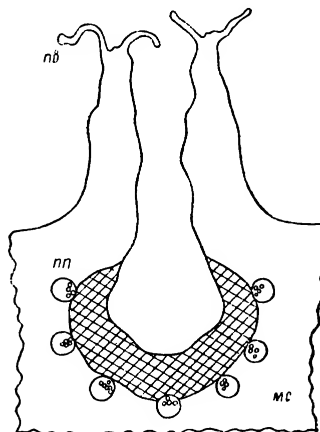


Рис. 2. Схема нектарника цветка *Lilium dahuricum* Ker-Gawl.

Основная ткань и эпидермис нектарника обозначены *штриховкой*; *пп* — проводящий пучок; *пв* — простой волосок; *мс* — мезофилл сегмента околоцветника.

Клетки эпидермиса более вакуолизированы, в некоторых из них имеется центральная вакуоля. Наружная стенка клеток заметно не утолщена, слой кутикулы очень тонкий (0.07 мк). Цитоплазма имеет в общем такую же ультраструктуру, как и цитоплазма клеток основной ткани.

Lilium dahuricum. Нектарник располагается на адаксиальной стороне окрашенных в оранжевый цвет сегментов околоцветника. Он имеет вид борозды или щели, тянущейся от основания сегмента до половины его длины. Схема поперечного среза медианной части сегмента околоцветника с нектарником изображена на рис. 2. Клетки основной ткани нектарника размером 30—40 мк располагаются в 4—5 рядов на дне нектароносной щели. По периферии ткань обрамляют мелкие полные проводящие пучки.

Клетки основной ткани нектарника более мелкие и богаче цитоплазмой (менее вакуолизированы), чем клетки мезофилла лепестка. Они имеют центральную вакуолю и слой постенной цитоплазмы неравномерной толщины (от 1 до 5 мк). Межклетники располагаются по углам клеток. Клеточные стенки сильно осмиофильные, иногда расщепляются по срединной пластинке. Толщина их составляет 0.3—0.4 мк. Плазмодесмы встречаются довольно редко. Они выявляются обычно на срезах одной стенки в числе 3—5. Плазмалемма имеет довольно правильный контур, ломасомы встречаются очень редко. Между плазмалеммой и оболочкой располагается узкий прозрачный слой.

Пластиды распределены без видимого порядка. Часть из них представлена округлыми (1.5—2.0 мк) хромопластами (табл. V, *а*), обычно лишенными внутренних мембран и содержащими большое число (до 30) крупных и мелких черных пластоглобул, занимающих основную часть среза пластиды. Другая часть пластид имеет ламеллярную систему, вклю-

чающую граны из 3—4 вытянутых тилакоидов; пластоглобулы у этих пластид мелкие, более или менее одинакового размера (0.10—0.15 мк), занимающие обычно менее половины площади сечения пластиды. Эти пластиды имеют эллиптическую (диаметр 1.5—2 мк) или вытянутую (до 4.5 мк) форму. Помимо этого, в цитоплазме иногда встречаются группы очень мелких пластид (0.2—0.3 мк) (табл. V, *б*). Часть крупных пластид имеет выросты, свидетельствующие о том, что мелкие пластиды образовались в результате почкования. Пластидная строма характеризуется довольно высокой плотностью. Часть крупных пластид содержит по одному крахмальному зерну диаметром 1—1.5 мк. Пластиды, по-видимому, определяют оранжевый цвет листков околоцветника.

Митохондрии обычно округлые, некрупные (0.4—0.6 мк), реже удлиненные (до 2 мк). Они содержат многочисленные узкие (независимо от способа фиксации) кристы (табл. V, *в*). В их матриксе встречаются интрамитохондриальные гранулы. Число митохондрий на срез клетки составляет 40—50. Для клеток основной ткани характерны микротела. Обычно они несколько мельче митохондрий, число их в 3—4 раза меньше. У части микротел выявляется аморфный нуклеоид.

Гиалоплазма у большинства клеток прозрачная (при обоих способах фиксации), у немногих клеток — плотная. Рибосом сравнительно немного, они собраны в полисомы. Эндоплазматический ретикулум развит сильно. Он представлен главным образом агранулярной формой, гранулярный ретикулум состоит из сравнительно небольшого числа обычно одиночных цистерн. Элементы агранулярного ретикулума представлены неправильными цистернами, трубочками и пузырьками (табл. V, *в*), в отдельных участках клетки заполняющими все пространство между пластидами и митохондриями. Обкладок вокруг пластид ретикулум не образует.

Диктиосомы в числе 5—7 на срез клетки состоят из 5—6 цистерн длиной около 1 мк и окружены небольшим числом мелких сероватых пузырьков Гольджи. Некоторые диктиосомы отчленяют более крупные прозрачные вакуоли Гольджи. Мелкие липидные капли встречаются очень редко.

Ядро смещено к одной из стенок клетки. Оно имеет довольно правильную форму и сильно хроматизовано. Весьма контрастный хроматин занимает основную часть площади среза ядра. Нуклеоплазма прозрачная. Ядерная оболочка агранулярная, многочисленные поры в ней выявляются только на поверхностных (тангентальных) срезах ядра.

Довольно часто выявляются картины локального автолиза цитоплазмы — цитосегресомы и цитосомы. Центральная вакуоля обычно содержит тонкие фибриллы. Контур тонопласта ее обычно неправильный. Редко встречаются «мембранные пузырьки» и миелиновые структуры, прикрепленные к тонопласту. В гиалоплазме некоторых клеток находятся так называемые «цилиндрические включения», имеющие на срезах вид завитков, розеток и пластинок. Эти включения идентичны тем, которые характерны для растений, пораженных вирусами мозаики (Штейн-Марголина, 1971).

Клетки эпидермиса нектарника папиллезно вытянуты. По ультраструктуре они сходны с клетками основной ткани. В них преобладают хромопласты без ламелл, приуроченные обычно к базальной части клетки. В апикальной части сосредоточено основное количество агранулярного ретикулума. Наружная стенка эпидермальных клеток утолщена и несет слой (до 0.4 мк) кутикулы с дендритами. Клетки вакуолизированы слабее, чем клетки основной ткани.

Клетки нектарника в бутоне такого же размера, как и в раскрывшемся цветке. По ультрастуктуре они также сходны и имеют лишь следующие отличия. Большинство пластид округлой формы и содержит по одному крупному (до 5 мк) крахмальному зерну, занимающему почти всю площадь сечения пластиды. Ламеллярная система и мелкие пластоглобулы оттеснены на пластидную периферию. Небольшая часть пластид представлена хромопластами. Межклетники обычно отсутствуют. На сре-

зах немногих клеток выявляются мультивезикулярные тела. Агранулярный ретикулум выражен несколько слабее, а гранулярный — сильнее, чем в раскрывшемся цветке. Число митохондрий на срез клетки уменьшено (до 15—25). Слой кутикулы эпидермиса имеет значительно меньшую толщину (менее 0.1 мк).

Обсуждение

Клетки основной ткани нектарников у 5 исследованных видов растений в период секреции нектара резко различаются между собой по ультраструктурным особенностям — количеству и строению важнейших клеточных компонентов, наличию и характеру запасных веществ, а также по степени вакуолизации.

У вьюнка и лютика клетки слабо вакуолизированы и весьма богаты цитоплазмой, у лилии и борщевика вакуолизация обычно довольно сильная и цитоплазмы относительно мало, у чубушника при обычно небольшой вакуолизации сравнительно невелик и объем цитоплазмы, что объясняется наличием объемистых липидных включений. У лютика, чубушника и лилии сильно развит агранулярный эндоплазматический ретикулум, характерный для некоторых типов секреторных клеток (Васильев, 1970); у борщевика и вьюнка ретикулум развит слабо. Аппарат Гольджи не имеет признаков высокой активности у чубушника, борщевика, вьюнка и лилии, у лютика же он находится в состоянии гиперсекреции.

По-разному развит в нектарниках и хондриом. У вьюнка митохондрий много, они занимают относительно большой объем протопласта, имеют хорошо развитые кристы и плотный матрикс; у борщевика и лилии объем, занимаемый митохондриями, невелик, однако они выглядят весьма активными. У лютика митохондрии мало активные, мелкие и занимают небольшой относительный объем. Весьма своеобразен хондриом нектарников чубушника: митохондриальные кристы находятся в разбухшем состоянии, плотность матрикса очень высокая (конденсированная форма митохондрий). Митохондрии такого типа характерны для клеток, осуществляющих интенсивный транспорт ионов (Машанский и др., 1966). Для борщевика характерны интрамитохондриальные гранулы, обычно рассматриваемые как депо ионов кальция (Greenawalt и др., 1964), их заметно меньше у лилии, а у лютика, вьюнка и чубушника они вообще обычно не встречаются.

Различия между видами выявляются и в характере пластидома: в клетках нектарников лютика и борщевика он слабо развит и состоит из довольно редких и мелких бескрахмальных лейкопластов, у чубушника он развит сильно и представлен крупными амилопластами, занимающими значительную часть объема протопласта. Для вьюнка характерны крупные хромопласты, которые накапливают пигменты в виде глобул (глобулярный тип). Они определяют оранжевый цвет нектарника. Ламеллярная система хромопластов хотя и редуцирована, но все же сохраняется. В этом отношении пластиды нектарников вьюнка можно сопоставить с хромопластами желто-оранжевых плодов лишенного ликопина мутанта томата с низким содержанием каротиноидов (Harris a. Spurr, 1969); к моменту созревания плодов ламеллярная система хромопластов у этого мутанта сохраняется, хотя и сильно модифицируется. Для нектарников лилии характерно почкование пластид. Последние представлены двумя формами — хромопластами глобулярного типа и хлоро-хромопластами с редуцированной ламеллярной системой. Наличие переходов между этими двумя формами свидетельствует, очевидно, о постепенном превращении всех пластид в хромопласты.

Нектарники исследованных растений различаются и по характеру других клеточных компонентов. Так, у чубушника ядро имеет диффузный хроматин и прозрачную нуклеоплазму, у лютика хроматин образует мелкую густую сеть, нуклеоплазма также прозрачная, у борщевика, вьюнка и лилии хроматин собран в довольно крупные редкие глыбки,

а нуклеоплазма имеет высокую электронную плотность. Для чубушника и лилии характерны микротела, причем у первого они обычно тесно связаны с элементами ретикулума. У лютика, борщевика и вьюнка они встречаются довольно редко, причем у борщевика они имеют своеобразный матрикс, напоминающий матрикс алейроновых вакуолей некоторых растений. Гиалоплазма у борщевика, вьюнка и лютика обычно характеризуется высокой плотностью, у лилии и чубушника она прозрачная. У лютика и борщевика плазмодесмы встречаются часто, у вьюнка, чубушника и лилии — очень редко.

Для клеток нектарников лютика, лилии и в особенности борщевика характерны картины локального автолиза цитоплазмы, за счет которого, очевидно, происходит образование вакуолей. Освобождающиеся при этом процессе сахара могут участвовать в обогащении нектара растворимыми углеводами; аминокислоты же, очевидно, поступают из нектарника в другие части растения, так как известно (Ziegler, 1968), что нектар обеднен азотистыми веществами по сравнению с флоэмным соком. Морфологические данные о существовании процессов локального автолиза в нектарниках согласуются с гистохимическими (см. Ziegler, 1966; Schnepf, 1969) о наличии лизосомного маркера (кислой фосфатазы) в клетках нектарников некоторых растений. У чубушника и вьюнка картины локального автолиза встречаются редко.

Резкие различия наблюдаются и в отношении запасных веществ: у чубушника их очень много (крахмал амилопластов, крупные липидные включения), у борщевика они практически отсутствуют, у лютика есть липидные капли, а крахмал отсутствует, у вьюнка и лилии встречаются оба типа запасных веществ, но количество их невелико.

Характеризуя ультраструктуру клеток нектарников в целом, следует отметить, что богатство клеток цитоплазмой и насыщенность ее активными органеллами у чубушника, лилии и, в особенности, лютика и вьюнка указывают на весьма высокий уровень метаболической активности основной ткани в период секреции. Клетки нектарника борщевика менее насыщены органеллами, однако и они выглядят заметно более активными, чем клетки обычной паренхимы. Клетки нектарников лютика, чубушника и лилии имеют черты ультраструктуры (прежде всего развитый агранулярный ретикулум), сходные с клетками, осуществляющими синтез и транспорт терпеноидов (Васильев, 1970). Клетки нектарников вьюнка сочетают в себе ультраструктурные признаки меристемы (слабая вакуолизация, плотная гиалоплазма, неразвитый эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи без признаков гиперсекреции) дифференцирующихся (высокоактивный хондриом) и стареющих (наличие хромопластов) клеток.

Клетки эпидермиса нектарников обычно сильно вакуолизированы и беднее цитоплазмой, чем клетки основной ткани. Исключение составляет лилия, у которой эпидермальные клетки нектарника имеют более широкий слой постенной цитоплазмы, чем клетки основной ткани. По ультраструктуре цитоплазмы эпидермис весьма сходен с основной тканью. Различия между видами состоят в строении наружной стенки эпидермальных клеток. Весьма своеобразна эта стенка у нектарников борщевика и чубушника, сходных по морфологии. Покрытые кутикулой выступы, которые она несет, до сих пор не были описаны для эпидермальных клеток. У чубушника и вьюнка наружная стенка столь же тонкая, как и остальные стенки; у лютика, борщевика и лилии она утолщена. Слой кутикулы очень тонкий (0.07—0.2 мк), гомогенный у лютика, вьюнка и чубушника; у лилии он заметно толще и пронизан дендритоподобными структурами.

Полученные в настоящей работе данные о существовании резких различий в ультраструктуре клеток основной ткани нектарников у разных родов растений согласуются с результатами исследования других объектов. Так, в клетках нектарников *Abutilon* (Mercer a. Rathgeber, 1962), *Gasteria* и *Euphorbia* (Schnepf, 1966, 1969), *Acer* (Васильев, 1969), *Loni-*

cera (Fahn, 1969), *Silene* и некоторых других гвоздичных (Zandonella, 1970а), как и в нектарниках *Ranunculus*, *Philadelphus* и *Lilium*, весьма сильно развит эндоплазматический ретикулум; однако здесь он представлен совершенно другим типом — гранулярным. Аппарат Гольджи у этих растений выглядел малоактивным. В то же время в клетках нектарников *Beta*, как можно судить по опубликованным микрофотографиям (Zandonella, 1970б), эндоплазматический ретикулум вообще развит слабо, что сближает их с нектарниками *Convolvulus*. Состояние гиперсекреции характерно для аппарата Гольджи нектарников *Ficaria*, *Helleborus*, *Diplotaxis*, *Salix* и *Persica* (Eymé, 1966а, б, 1967). У этих растений в цитоплазме были обнаружены мембранные структуры в виде кольчуги, напоминающие проламеллярные тела этиопластов. В нектарниках всех остальных исследованных растений эти образования не выявляются.

Для большинства исследованных нектарников характерна правильная почти сферическая форма ядра. Однако в клетках нектарников огурца форма ядра обычно неправильная, имеются крупные лопасти. Клетки нектарников огурца стоят особняком и по ряду других ультраструктурных признаков.

Нектарники разных растений различаются и по физиологическим показателям — интенсивности дыхания, активности ферментов, характеру превращений углеводов (Зауралов, 1969).

При обсуждении вопроса о механизме нектаровыделения различия между клетками нектарников разных растений можно интерпретировать двояким образом. С одной стороны, они могут отражать наличие нескольких путей секреции нектара. Действительно, некоторые исследователи (Schnepf, 1969) считают вполне возможным, что у разных растений имеются различные механизмы нектаровыделения. С другой стороны, ультраструктурные различия могут свидетельствовать о том, что протопласты клеток нектарников не принимают непосредственного участия в транспорте нектара. Мы предполагаем, что нектаровыделение у всех растений осуществляется с помощью единого механизма, а именно того, который действует при межклеточном транспорте метаболитов в любых паренхимных тканях, и рассматриваем различия в ультраструктуре нектарников у разных растений как важный довод в пользу высказанной гипотезы о транспорте нектара (Васильев, 1969). Эта гипотеза, по которой в нектарниках с многослойной основной тканью транспорт компонентов будущего нектара от окончаний пучков идет по клеточным оболочкам и части межклетников, согласуется, как нам кажется, с наиболее распространенным сейчас представлением о передвижении органических веществ. Согласно этому представлению, по ситовидным элементам флоэмы идет массовый ток веществ, двигателями которого служат прилегающие к ситовидным элементам паренхимные клетки, способные активно поглощать сахара против градиента концентрации и секретировать их под давлением в ситовидные элементы (Esau, 1967; Weatherly a. Johnson, 1968; Shih a. Currier, 1969). Это представление дает основание предположить, что при движении нектара к поверхности нектарника основным насосом служат паренхимные клетки флоэмы, а основным путем транспорта от паренхимных элементов, как и в гидатодах (Schnepf, 1969), — клеточные оболочки и межклетники основной ткани нектарника. С этой гипотезой согласуется мнение А. Л. Курсанова (1969) о том, что при выходе из флоэмы в паренхимную ткань значительная часть сахаров движется по свободному пространству.

В клетках нектарников между клеточной оболочкой и плазмалеммой имеется свободная от микрофибрилл прозрачная зона, а сами оболочки богаты пектиновыми веществами и обладают своеобразным строением, что, по-видимому, отражает приспособление для прохождения основного количества будущего нектара по апопласту. Редкая встречаемость плазмодесм между клетками нектарников некоторых растений с многослойной основной тканью (чубушник, вьюнок, лилия) также можно рассматривать как аргумент в пользу развиваемого представления и против гипо-

тезы о симпластическом транспорте нектара. Меньшее количество цитоплазмы в эпидермальных клетках многослойных нектарников можно рассматривать также как свидетельство против последней гипотезы; из этой гипотезы следует, что эпидермис осуществляет наиболее активную секрецию наружу нектара, поступающего по симпласту из подстилающих клеток и поэтому он должен быть наиболее богат цитоплазмой.

Известно (Shuel, 1956, 1967), что нектарники цветков, отделенных от растения и помещенных на раствор сахарозы, некоторое время продолжают секретировать нектар. Это явление не противоречит высказанной нами гипотезе, поскольку в данном случае поглощение раствора из окружающей среды может осуществляться элементами флоэмы отделенного органа. Так, было показано, что флоэма проводящих пучков может интенсивно поглощать сахара из внешнего раствора (Курсанов, 1969) и что в изолированных пучках поглощение веществ происходит преимущественно флоэмой (Bieleski, 1966).

Выделение нектара происходит, по-видимому, всей поверхностью нектарника. Кутикула не блокирует выход нектара, поскольку она или имеет весьма незначительную толщину, или содержит дендритоподобные структуры, очевидно легко проницаемые для воды и растворенных в ней низкомолекулярных веществ нектара. Часть последнего может накапливаться в подустьичных полостях и выделяться наружу через устьичные щели, минуя кутикулу.

Полученный материал по ультраструктуре нектарников, как нам представляется, не подтверждает другие гипотезы о механизме нектаровыделения. Гипотеза о гранулокринной (с помощью пузырьков) секреции при участии эндоплазматического ретикулума (Mercer a. Rathgeber, 1962; Fahn, 1969) и аппарата Гольджи (Eymé, 1966a, 1967) представляется необоснованной; во-первых, картины слияния пузырьков с плазмалеммой в период секреции нектара обычно не наблюдаются, во-вторых, аппарат Гольджи и ретикулум в нектарниках некоторых видов растений неактивны. Против непосредственного участия ретикулума в транспорте нектара могут свидетельствовать и данные о весьма слабом развитии этой мембранной системы в гаусториях *Puccinia*, осуществляющих интенсивное поглощение и последующий транспорт сахаров из клеток растения-хозяина (Orcival, 1969). Скопления прозрачных пузырьков, возможно происходящих из диктиосом, описанные Эйме (1967) для клеток нектарника *Ficaria*, были обнаружены нами только у систематически близкого к чистяку лютика. Они не изменялись в период активной секреции нектара и сохранялись в клетках стареющих нектарников, поэтому предположение Эйме о включении их содержимого в состав нектара, по-видимому, лишено оснований. Мнение Панкратовой (1950) о передвижении нектара вследствие различий проницаемости цитоплазмы одной и той же клетки, обусловленных ее полярностью, основанное на оставленной сейчас гипотезе В. В. Лепешкина (1904), не подтверждается никакими данными.

Возникает вопрос: если протопласты клеток не принимают непосредственного участия в транспорте нектара, то почему клетки нектарников обладают ультраструктурными признаками высокой активности? Прежде всего это объясняется их функциями: изменением этими клетками состава и концентрации флоэмного сока, движущегося к поверхности нектарника, а также реабсорбцией выделившегося нектара (Васильев, 1969). Кроме того, клетки нектарников лютика, чубушника и лилии, обладающие развитым агранулярным ретикулумом, вероятно, принимают участие в синтезе веществ гормонального характера, регулирующих репродуктивные процессы. Такими веществами могут быть стероидные гормоны, в синтезе которых по современным представлениям (Idelman, 1970) участвуют агранулярный ретикулум и митохондрии. Стероидные гормоны обнаружены в последнее время у высших растений (Gawienowski a. Gibbs, 1969; Stohs, 1969). Получены данные об их участии в репродуктивных процессах (Kolli, 1969). Помимо синтеза стероидных гормонов, аграну-

лярный ретикулум в клетках нектарников лютика, чубушника и лилии может принимать участие в синтезе летучих компонентов нектара, поскольку этой мембранной системе в настоящее время приписывается основная роль в образовании терпенов (Васильев, 1970).

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. (1969). Субмикроскопическая морфология клеток нектарников. Бот. журн., 54, 7 : 1023—1038. — Васильев А. Е. (1970). О локализации синтеза терпеноидов в растительной клетке. Растит. ресурсы, 6, 1 : 29—45. — Зауралов О. А. (1969). О физиологических различиях нектарников, имеющих неодинаковое анатомическое строение. В сб.: XXII Международный конгресс по пчеловодству. Докл. советских ученых : 181—186. — Курсанов А. Л. (1969). Свободное пространство и транспорт метаболитов в паренхимных тканях. Изв. АН СССР, сер. биолог., 1 : 86—100. — Лепешкин В. В. (1904). Исследования над выделением водных растворов растением. Зап. Росс. Акад. наук, 8 сер., 15, 6 : 1—80. — Машанский В. Ф., Л. Н. Винниченко и Ю. В. Наточин. (1966). Электронномикроскопическое исследование эффекта питуитрина на мочевой пузырь лягушки. Цитология, 8, 1 : 23—29. — Панкратова Н. М. (1950). Исследование процесса выделения нектара. Журн. общ. биолог., 11, 4 : 292—305. — Штейн-Марголина В. А. (1971). Электронномикроскопическое изучение фитопатогенных вирусов в растении-хозяине и клеще-переносчике. Автореф. канд. диссерт. — Bieleski R. L. (1966). Sites of accumulation in excised phloem and vascular tissues. Plant Physiol., 41, 3 : 447—454. — Esau K. (1967). Minor veins in *Beta* leaves: structure related to function. Proceed. Amer. Philos. Soc., 111, 4 : 219—233. — Eymé J. (1966a). Infrastructure des cellules nectarigènes de *Diplotaxis erucoides, Helleborus niger* et *H. foetidus.* C. R. Acad. Sci. Paris, 262, 15 : 1629—1632. — Eymé J. (1966б). Infrastructure des constituants cellulaires des tissus excréteurs de nectaires floraux. Journ. Microsc., 5, 3 : 46a. — Eymé J. (1967). Nouvelles observations sur l'infrastructure de tissus nectarigènes floraux. Botaniste, 50, 1—6 : 169—184. — Fahn A. (1969). Ultrastructure and nectar secretion in *Lonicera japonica.* XI Internat. Bot. Congr., Siettle. Abstr. : 58. — Frey-Wyssling A. u. E. Kreutzer. (1958). Die submikroskopische Entwicklung der Chromoplasten in den Blüten von *Ranunculus repens* L. Planta, 51, 2 : 104—114. — Gawienowski A. M. a. C. C. Gibbs. (1969). Biosynthesis of pregnenolone from cholesterol in *Punica granatum.* Phytochemistry, 8, 12 : 2317—2319. — Greenawalt J. W., C. S. Rossi a. A. L. Lehninger. (1964). Effect of active accumulation of calcium and phosphate ions on the structure of rat liver mitochondria. Journ. Cell Biol., 23, 1 : 21—38. — Harris W. M. a. A. R. Spurr. (1969). Chromoplasts of tomato fruits. Amer. Journ. Bot., 56, 4 : 369—389. — Idelman S. (1970). Ultrastructure of the mammalian adrenal cortex. Internat. Rev. Cytol., 27 : 181—281. — Kolli H. (1969). Chemical control of flowering. Bot. Rev., 35, 2 : 195—200. — Lüttge U. (1966). Funktion und Struktur pflanzlichen Drüsen. Naturwiss., 53, 4 : 96—103. — Lüttge U. (1969). Aktiver Transport (Kurzstreckentransport bei Pflanzen). Protoplasmatologia, VIII, 7b. — Mercer F. V. a. N. Rathgeber. (1962). Nectar secretion and cell membranes. In: Electron microscopy, 5 Congr., Philadelphia, 2 : WW-11. — Orcival J. (1969). Infrastructure des suçoirs et relations hôte-parasite dans des studies écidiens d'*Uredinales.* C. R. Acad. Sci. Paris, 269D, 20 : 1973—1975. — Schnepf E. (1965). Physiologie und Morphologie sekretorischer Pflanzenzellen. In: Sekretion und Exkretion : 72—88. — Schnepf E. (1966). Die Morphologie der Sekretion in pflanzlichen Drüsen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 78, 10 : 478—493. — Schnepf E. (1969). Sekretion und Exkretion bei Pflanzen. Protoplasmatologia, VIII, 8. — Shih C. Y. a. H. B. Currier. (1969). Fine structure of phloem cells in relation to translocation in the cotton seedling. Amer. Journ. Bot., 56, 4 : 464—472. — Shuel R. W. (1956). Studies of nectar secretion in excised flowers. I. The influence of cultural conditions on quantity and composition of nectar. Canad. Journ. Bot., 34, 1 : 142—153. — Shuel R. W. (1967). Nectar secretion in excised flowers. IV. Selective transport of sucrose in the presence of other solutes. Canad. Journ. Bot., 45, 11 : 1953—1961. — Stohs S. J. (1969). The metabolism of progesterone by plant microsomes. Phytochemistry, 8, 7 : 1215—1219. — Weatherly P. E. a. R. P. C. Johnson. (1968). The form and function of the sieve tube: a problem in reconciliation. Intern. Rev. Cytol., 24 : 149—192. — Zandonella P. (1970a). Infrastructure des cellules du tissu nectarigène floral de quelques *Caryophyllaceae.* C. R. Acad. Sci. Paris, 270D, 10 : 1310—1313. — Zandonella P. (1970б). Infrastructure du tissu nectarigène floral de *Beta vulgaris* L.: le vacuome et la dégradation du cytoplasme dans les vacuoles. C. R. Acad. Sci. Paris, 271D, 1 : 70—73. — Ziegler H. (1966). Die Physiologie pflanzlicher Drüsen. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 78, 10 : 466—477. — Zigler H. (1968). La sécretion du nectar. In: Traité de biologie de l'Abeille, 3 : 218—248.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 II 1970).

SUMMARY

Nectary cells of 5 species (*Ranunculus acris* L., *Heracleum* sp., *Philadelphus* sp., *Convolvulus arvensis* L. and *Lilium dahuricum* Ker-Grawl.) during the nectar secretion differ from one another in principal ultrastructural characteristics — in the type and degree of development of the endoplasmic reticulum, in the state of the Golgi apparatus, in appearance of nucleus, mitochondria, plastids, hialoplasm as well as in the degree of vacuolation. The nectary cells of *Ranunculus*, *Philadelphus* and *Lilium* have some ultrastructural features (fairly well developed agranular endoplasmic reticulum etc.) which are characteristic of terpenoidogenic secretory cells. The nectary cells of *Convolvulus* combine the features of meristem (the scarcity of endoplasmic reticulum etc.), differentiating and senescing cells. In *Heracleum* they are more vacuolated and not so rich in organelles as in the other genera investigated, they look however more active as compared with the usual parenchyma cells. Epidermis of nectary has the similar ultrastructure with the nectary ground tissue but it is usually more vacuolated.

The differences in the ultrastructure of nectary cells are considered as an evidence in favoir of hypothesis according to which the free space of cells that is the cell walls and intercellular spaces and not the protoplasts of nectary ground tissue is the main route of nectar flow from the phloem endings of the vascular bands.

УДК 581.8 : 582.736

М. Ф. Данилова и Е. П. Жоголева

АНАТОМИЯ ПРОРОСТКА *ONOBRYCHIS ECHIDNA* LIPSKY

С 4 рисунками и 2 таблицами рисунков

M. F. DANILOVA AND E. P. ZHOGOLEVA. THE SEEDLING ANATOMY OF *ONOBRYCHIS ECHIDNA* LIPSKY

Проведено анатомическое изучение проростков *Onobrychis echidna*.

Целью работы являлось установление типа зоны перехода от корня к надземным органам, свойственного этому виду.

Своеобразие зоны перехода у *O. echidna* определяется асимметрией семядольных следов, связанных с триархной стелой корня. Медианный след каждой семядоли наряду с обычными для двудольных двумя коллатеральными пучками и медианной цепочкой протоксилемы включает еще и третий, дополнительный, коллатеральный пучок, что и создает асимметрию проводящего аппарата семядолей. Третья, межсемядольная, группа протоксилемы в верхней части гипокотиля бифуркирует, и каждая из образовавшихся ветвей присоединяется к дополнительным пучкам семядольных следов, занимая в них эндархное положение.

Анатомическое строение проростка представляет большой интерес как с точки зрения онтогенеза, так и филогенеза (Esau, 1965). Особое внимание при изучении анатомии проростка исследователи уделяют структуре проводящего аппарата в зоне перехода от корня к надземному побегу. Как отмечает Эзау (Esau, 1965), несмотря на большое число работ в этой области, полного представления о структуре зоны перехода еще нет. В связи с этим изучение проводящей системы проростка остается актуальной проблемой. В частности, продолжается обсуждение вопроса о способе перестройки проводящего аппарата при переходе из корня в стебель, об отражении особенностей строения проводящей системы семядолей и эпикотиля в стеле корня (Кондратьева-Мельвиль, 1969). Кроме того, чтобы оценить возможности использования данных анатомии проростка в целях филогении, необходимо выявление типа его структуры, а для этого важно охватить исследованиями возможно большее число видов растений.

Бобовые, к которым принадлежит и изучаемый нами вид *Onobrychis echidna* Lipsky, в отношении строения проростка возбуждают особый интерес анатомов (Compton, 1912—1913; Muller, 1937; Duchaigne, 1950). В связи с этим, занимаясь анатомической характеристикой этого вида, мы уделили внимание и его проросткам.

Материал и методика

Плоды *Onobrychis echidna* были собраны на Анзобском перевале Гиссарского хребта (3380 м над ур. м.). Предварительно скарифицированные семена проращивались в лабораторных условиях в чашках Петри и оранжерее в горшках с землей. Материал фиксировался смесью Навашина, промывался, обезвоживался и заключался в парафин по общепринятой методике. Препараты окрашивались различными способами (гематоксилин по Гейденгайну; сафранин+водный синий; карболовый фуксин+пикроиндигокармин).

Морфология проростка

Onobrychis echidna относится к группе бобовых с надземным способом прорастания. Быстро растущий гипокотиль выносит высоко над землей сложенные и заключенные в семенную кожуру семядоли, которые расходятся на 5—7-й день после наклевывания семян; они имеют длину 8—9 мм, ярко-зеленого цвета, неопушенные, асимметричные. Черешки семядолей срастаются, образуя семядольную трубку, в которую заключен слаборазвитый эпикотиль (Васильченко, 1937). С одной стороны семядоли срастаются на несколько большем протяжении, чем с другой. Гипокотиль толстый, изогнутый, до 4 см длины. Первый лист вытягивается на 10—12-й день, он простой, а второй и несколько последующих листьев — тройчатые; лишь на второй-третий год развиваются сложные непарноперистые листья с 4—5 парами листочков. Черешок, прилистники и пластинка листа с нижней стороны сильно опушены белыми волосками.

И. Т. Васильченко (1937) отмечает значительную морфологическую гетерофилию у проростков в роде *Onobrychis*. Простая форма первых листьев является, по его мнению, более древней и удерживается на ранних стадиях развития; чем сложнее первые листья, тем прогрессивнее тип.

Анатомические данные

У наклюнувшегося семени уже отмечаются признаки дифференциации тканей в зоне перехода. Клетки прокамбия делятся продольными перегородками, они узкие и длинные с интенсивно красящейся цитоплазмой. У суточного (считая с момента наклевывания семян) проростка сильно вытягивается гипокотиль и начинает расти корешок. Весь проросток достигает длины 1.2—1.4 см.

На серийных поперечных срезах суточного проростка можно выявить основные признаки зоны перехода. На расстоянии около 1 мм от кончика корня (табл. I, *1*) в плероме еще нет дифференцированных элементов стелы. Все клетки имеют меристематический характер; в некоторых из них наблюдаются митозы. Клетки периблемы в этой зоне также слабо дифференцированы. В них нет еще центральных вакуолей. Ближе к основанию корня (табл. I, *2*) вакуолизация в клетках коры заметно усиливается. Первичная кора корня состоит из 6—7 слоев клеток. В гипокотиле число слоев паренхимы в первичной коре значительно больше — 15—17. Возрастают и размеры клеток коровой паренхимы (табл. 1, *3*).

Чехлик и протодерма корня имеют общее происхождение, развиваясь из одного слоя дерматокалиптрогена. Чехлик довольно массивный и в самой дистальной части корня состоит из многих слоев клеток (табл. I, *1*). Протодерма становится заметной на довольно близком расстоянии от апекса: ее клетки палисадной формы резко разграничивают периблему и чехлик. Клетки протодермы отличаются от соседних клеток чехлика не только формой, но и состоянием цитоплазмы. Если клетки чехлика очень быстро вакуолизируются, то клетки протодермы долго сохраняют густую цитоплазму; ядра в них крупные, с большими ядрышками, занимают центральное положение. Таким образом, клетки протодермы, являющиеся последними производными дерматокалиптрогена, гораздо дольше, чем клетки чехлика, остаются в меристематическом состоянии, сохраняя способность к делению. Ближе к основанию корня (табл. I, *2*) слоев чехлика становится меньше, клетки протодермы начинают вакуолизироваться, несколько разрастаются, сохраняя вместе с тем палисадную форму на поперечных срезах (рис. 1, см. вклейку в конце номера).

Как и у других видов покрытосеменных, у *O. echidna* в центральном цилиндре корня первыми начинают дифференцироваться ситовидные элементы, намечая три полюса дифференциации флоэмы по окружности центрального цилиндра. Первые ситовидные трубки закладываются непосредственно под перициклом, они небольших размеров и окружены крупными слабо вакуолизированными паренхимными клетками (табл. I, *2*).

Группы протоксилемы дифференцируются несколько позднее, также под перициклом, чередуясь в своем расположении по периферии центрального цилиндра с флоэмными группами. Дифференцированные эле-

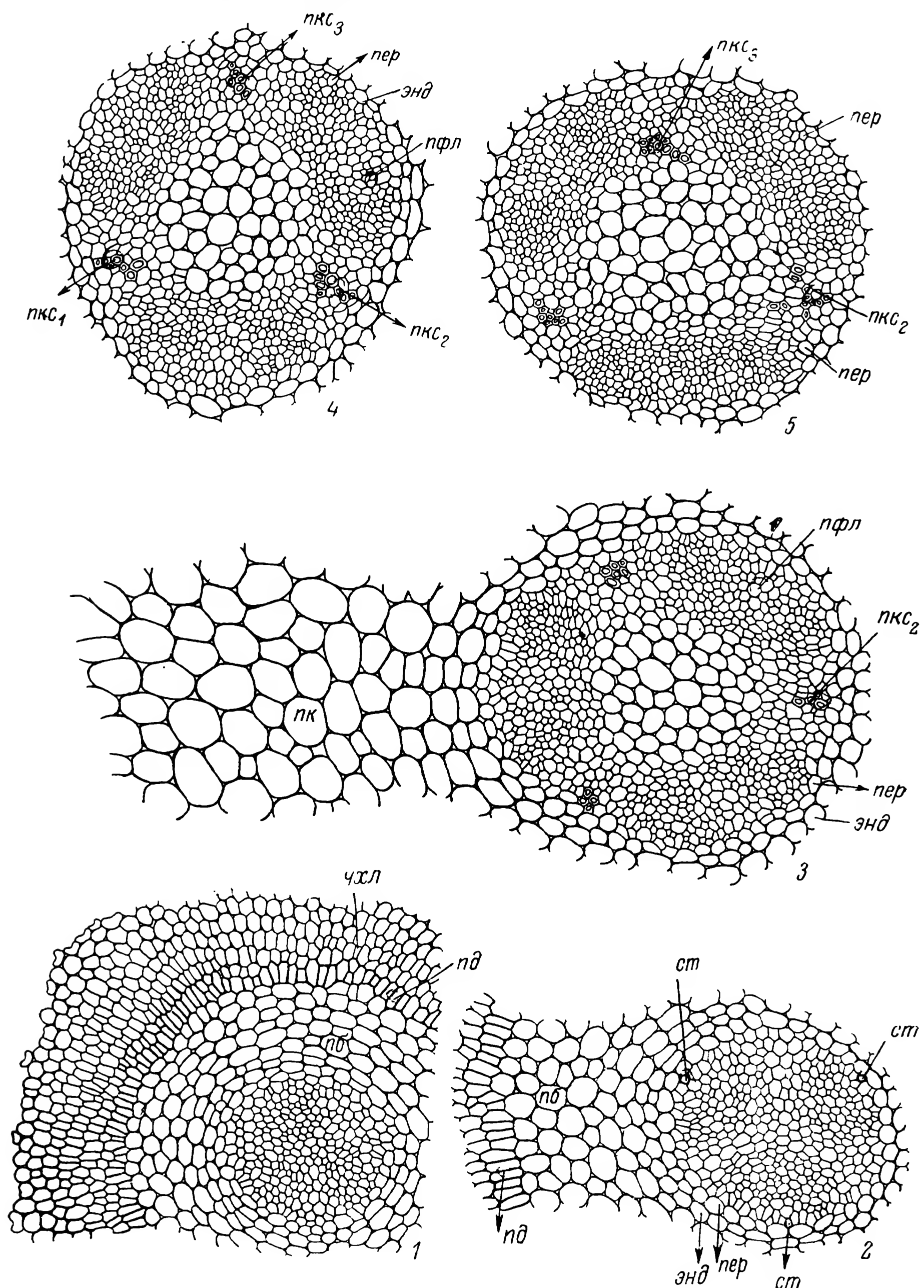


Таблица I

Фрагменты последовательных поперечных срезов корня (*1—2*) и гипокотиля (*3—5*) однодневного проростка *Onobrychis echidna*.

пб — периблема, *чхл* — клетки чехлика, *пд* — протодерма, *пк* — первичная кора, *пер* — перицикл, *энд* — эндодерма, *ст* — первые ситовидные трубки, *пкс*$_1$, *пкс*$_2$, *пкс*$_3$ — группы протоксилемы, *пфл* — первичная флоэма.

менты протофлоэмы можно обнаружить довольно близко к кончику корня, на том уровне, где в участках центрального цилиндра, соответствующих по своему положению протоксилемным элементам, можно наблюдать еще тангенциальные деления инициалей первых сосудов. Одновременно в материнских клетках элементов метаксилемы, в центре корня,

происходит прогрессирующая вакуолизация, изменяются форма, размеры и положение ядер, т. е. наблюдаются признаки начавшейся дифференциации. Как уже известно (Esau, 1965), сформировавшиеся в результате упомянутых выше продольных делений инициальные клетки протоксилемных элементов очень быстро дифференцируются, заканчивая формирование лигнифицированных утолщений своих стенок несколько раньше, чем у элементов метаксилемы.

У проростка суточного возраста в корне еще нет зрелых элементов ксилемы. Если просматривать срезы снизу вверх, от кончика корня, то первые дифференцированные элементы протоксилемы обнаруживаются только в нижней части гипокотиля — близко к основанию корня (табл. I, *3*). На этом уровне гипокотиля структура стелы еще мало отличается от корневой: три группы первичной флоэмы чередуются по периферии центрального цилиндра с тремя группами элементов протоксилемы. На более высоком уровне в гипокотиле (табл. I, *4*) обнаруживается заметная разница в расположении различных групп протоксилемы относительно перицикла. Если две группы протоксилемы, лежащие в семядольной плоскости (*пкс*$_1$ и *пкс*$_2$) остаются очень близко к периферии стелы, то третья, межсемядольная группа (*пкс*$_3$), значительно углубляется в стелу. Между нею и перициклом оказывается несколько слоев мелких клеток, делящихся в различных направлениях. Группа флоэмных элементов, расположенная с другой стороны стелы против третьей группы протоксилемы, занимает несколько большую площадь, чем две другие группы первичной флоэмы. С этого уровня начинаются изменения в структуре проводящего аппарата, характерные для зоны перехода. Изменения несколько нагляднее проявляются у проростков трех-, четырехдневного возраста (табл. II, см. вклейку в конце номера).

На этой стадии развития на всем протяжении корня, кроме зоны меристемы и зоны растяжения, дифференцировано большое число элементов первичной ксилемы. Стела корня — триархная с экзархной протоксилемой (табл. II, *1*). В центре корня наблюдается некоторая задержка дифференциации метаксилемных элементов; поэтому одревесневшие элементы метаксилемы с внутренней стороны граничат с паренхимной «сердцевиной», клетки которой позже превращаются в элементы метаксилемы.

В нижней части гипокотиля элементы метаксилемы дифференцируются не только по радиусам, но также по сторонам от протоксилемных элементов, так что каждая ксилемная группа, сохраняя компактность, приобретает на поперечных срезах вид треугольника с протоксилемой в вершине, обращенной к перициклу. На более высоком уровне в гипокотиле все метаксилемные элементы дифференцируются по сторонам от цепочки сосудов протоксилемы и, как правило, отделены от них паренхимными клетками. Таким образом, монолитность каждой группы первичной ксилемы, свойственная корню, в верхнем гипокотиле нарушается: протоксилемные элементы свободно лежат среди клеток паренхимы, а элементы метаксилемы располагаются по обе стороны от протоксилемы (табл. II, *2*).

Некоторые изменения можно заметить и во флоэмных группах. Образование новых элементов флоэмы сосредоточивается в ее фланговых участках. Центральная часть каждой флоэмной группы, где были сформированы первые ситовидные трубки, построена на данном уровне гипокотиля из крупных паренхимных клеток. Участки дифференцирующейся флоэмы располагаются ближе всего к группам трахеальных элементов метаксилемы, отделяясь от них только полоской камбия. Подобное расположение метафлоэмы и метаксилемы можно рассматривать как тенденцию к образованию коллатеральных пучков, которые мы находим на более высоком уровне в гипокотиле. На этом уровне (табл. II, *3*) структура проводящего аппарата еще более утрачивает признаки, присущие корневой стеле. Каждая группа проводящих элементов уже с полной определенностью может рассматриваться как след соответствующего

тяжа проводящих элементов семядолей. Тенденция к коллатеральному расположению флоэмы и ксилемы в проводящих пучках здесь полностью реализовалась: фланговые участки каждой из трех флоэмных групп образуют коллатеральные пучки с группами метаксилемы. Как можно видеть на табл. II (*2*, *3*), группы метаксилемных элементов дифференцируются в гипокотиле по обе стороны от каждой из трех протоксилемных групп; в результате этого возникает шесть пучков метаксилемы, к которым приурочено шесть участков дифференцирующейся метафлоэмы. Протоксилемные элементы в верхней части гипокотиля по-прежнему лежат свободно среди паренхимных клеток между метаксилемными группами, несколько изменяя на данном уровне свое положение по отношению к наружной границе стелы (мезархное положение протоксилемы, табл. II, *3*).

Остановимся более подробно на том, как осуществляется переход проводящих пучков из гипокотиля в семядоли.

Корень и гипокотиль — вплоть до основания семядольного узла характеризуются трехлучевой симметрией центрального цилиндра. В верхней трети гипокотиля три тяжа протоксилемы чередуются с тремя парами коллатеральных пучков. У основания семядольного узла (табл. II, *3*) один из протоксилемных тяжей (межсемядольный — $пкс_3$) углубляется в стелу и бифуркирует. Оба его ответвления присоединяются к ближайшим коллатеральным пучкам (M_3), входящим в состав семядольных следов. Разделение единой группы межсемядольной ксилемы на две и присоединение каждой веточки к соседним коллатеральным пучкам изображено на табл. II (*3*, *4*). В отличие от групп протоксилемы ($пкс_1$ и $пкс_2$), расположенных в плоскости семядолей, в которых трахеальные элементы лежат свободно в паренхиме между формирующимися коллатеральными пучками, в межсемядольной группе ($пкс_3$) протоксилемные элементы контактируют с метаксилемой коллатеральных пучков (табл. II, *2*).

В пределах семядольного узла, но чуть выше, в этой группе ксилемы по средней линии уже нет элементов протоксилемы: протоксилемная группа полностью разделилась на два тяжа, присоединившихся к коллатеральным пучкам и занявшим в них внутреннее (эндархное) положение (табл. II, *4*).

Что же касается двух других групп протоксилемы ($пкс_1$ и $пкс_2$), то они сохраняются не только на протяжении всего семядольного узла, но и еще довольно высоко в основании семядолей. Каждый из этих тяжей протоксилемы располагается по-прежнему в медианной плоскости семядоли, между двумя коллатеральными пучками (M_1 и M_2), входящими в нее; пучки M_1 и M_2 сливаются на уровне перехода черешка в пластинку семядоли, чтобы образовать ее медианную жилку. В основаниях семядолей на месте протоксилемных элементов иногда обнаруживаются лакуны — результат разрушения протоксилемы в процессе роста семядолей. Эти лакуны, или неразрушенные элементы протоксилемы, мы находим на всем протяжении черешка семядолей вплоть до места слияния коллатеральных пучков.

Итак, возникающие в корне протоксилемные элементы занимают там экзархное положение и образуют три тяжа, чередующиеся по периферии стелы с тремя группами флоэмы; в корне и в гипокотиле они находятся в одних и тех же радиальных плоскостях. Два из трех тяжей протоксилемы ($пкс_1$ и $пкс_2$) проходят через весь гипокотиль и семядольный узел; каждый из них входит в одну из семядолей, располагаясь в ее медианной плоскости. В верхней части гипокотиля и в семядольном узле протоксилемные элементы постепенно углубляются в стелу, так что в основании семядолей они занимают положение, близкое к эндархному. При слиянии коллатеральных пучков, образующих медианную жилку семядолей, тяжи протоксилемы также вливаются в эту жилку, занимая в ней место с адаксиальной стороны пучка. Третий, межсемядольный, тяж протоксилемы ($пкс_3$) в верхней части гипокотиля разделяется на две веточки, каждая из которых примыкает к соседним коллатеральным пучкам, оказываясь в эндархном положении по отношению к ним.

Вернемся теперь к коллатеральным пучкам, которые, как мы видели, начали формироваться как таковые в средней части гипокотиля (табл. II, *2*). Перестройка стелы, ведущая к формированию структуры надземного побега, начинается с того уровня гипокотиля, на котором элементы метаксилемы дифференцируются по сторонам от протоксилемных групп по линии тангенса. После этого, как было показано выше, происходит некоторое обособление групп протоксилемы, а в массивах первичной флоэмы дифференциация новых элементов осуществляется в положении, супротивном метаксилемным группам. В верхней части гипокотиля у *O. echidna* имеется шесть коллатеральных пучков, хотя флоэмные группы полностью не разделяются: каждая из них объединяет пару коллатеральных пучков.

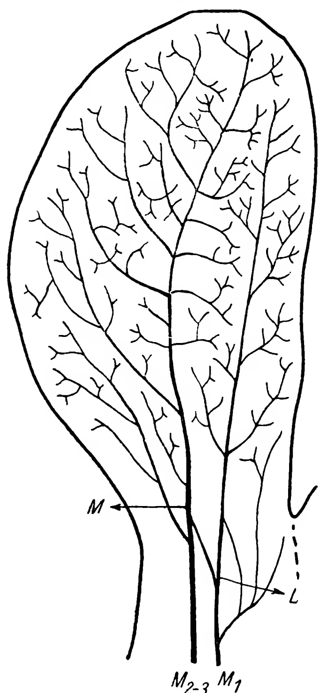


Рис. 2. Схема жилкования семядолей *Onobrychis echidna*.

M_1 — один из коллатеральных пучков, составляющих медианную жилку семядоли; M_{2-3} — второй (двойной) коллатеральный пучок, входящий в состав медианной жилки семядоли; L — единственный крупный латеральный пучок, ответвляющийся от M_1; M — медианная жилка семядоли.

На серийных срезах можно проследить, что вся эта система из шести коллатеральных пучков входит в семядоли — по три пучка в каждую семядолю, претерпевая по пути следования дальнейшую перестройку. Выше мы установили, что у *O. echidna*, как и у всех двудольных растений, в медианной плоскости семядолей проходят цепочки протоксилемных элементов (на табл. II это группы $пкс_1$ и $пкс_2$). На табл. II видно, что в каждую семядолю из гипокотиля, кроме медианного тяжа протоксилемы, входят три коллатеральных пучка: один (M_1) — с одной стороны медианной плоскости и два (M_2 и M_3), объединенных общей флоэмной группой, — с другой. В семядольном узле два последних пучка сближаются в ксилемной части, а в основании семядоли полностью сливаются, образуя единый проводящий пучок несколько более крупный, чем параллельный ему одинарный проводящий пучок, находящийся по другую сторону медианной плоскости семядоли. Медианная жилка в основании семядоли оказывается, таким образом, асимметричной: с одной стороны в нее вливается одинарный (M_1), с другой — двойной проводящий пучок (M_{2-3}) (табл. II, *5*, *6*).

Схема жилкования семядолей у *O. echidna* приведена на рис. 2. Как видно из этого рисунка, в черешок семядоли из семядольного узла входят два проводящих пучка (тяж протоксилемы, идущий между ними, здесь не изображен, так как в сформировавшихся семядолях он большей частью разрушается). При этом один из них — более мощный, чем второй. На уровне перехода черешка (вернее, семядольной трубки, поскольку черешки семядолей у *O. echidna* срастаются) в пластинку семядоли оба проводящих пучка сливаются, образуя медианную жилку. Еще до слияния эти пучки начинают давать ответвления. Первым дает боковые ответвления более мелкий проводящий пучок (M_1); при этом одно из его наиболее крупных ответвлений следует параллельно краю пластинки семядоли, образуя подобие боковой жилки. Более крупный пучок (M_{2-3}), войдя в состав медианной жилки, также ветвится, но ни одно из его ответвлений не приближается по размерам к главной ветви первого пучка. Все они приблизительно одинакового размера и, разветвляясь, образуют сетчатое жилкование семядолей (рис. 2).

Для понимания строения зоны перехода важно выяснить характер связи медианного пучка первого листа побега со стелой зародышевой оси.

Рис. 4. Схема проводящей системы проростка *Onobrychis echidna*.

пкс$_1$, *пкс*$_2$, *пкс*$_3$ — группы протоксилемы; *пкс*$_3^1$ — ответвления межсемядольного тяжа протоксилемы; *мкс* — метаксилема; *пфл* — протофлоэма; *фл* — флоэма; M_1, M_{2-3} — коллатеральные пучки, входящие в состав медианной жилки семядоли; *к* — корень; *гпк* — гипокотиль; *см. у* — семядольный узел; *см. т* — семядольная трубка.

Зачаток этого листа, как мы видели выше, сформирован уже у зародыша. Прокамбиальный тяж соединяет его с прокамбиальной стелой зародышевой оси. Видимой дифференциации проводящих тканей в прокамбии первого листа на этой стадии развития не наблюдается. У суточного проростка прогрессирующая дифференциация наблюдается не только во флоэмной, но и в ксилемной частях проводящих пучков в гипокотиле, семядольном узле и в семядолях. В это время в медианной жилке первого листа дифференцированы только флоэмные элементы, дифференцированных элементов протоксилемы еще нет. В дальнейшем у первого листа трехсуточных проростков начинается дифференциация элементов протоксилемы, происходящая в базипетальном направлении: зрелые сосуды можно найти в проводящем пучке самого листа, но на уровне основания листового зачатка их еще нет. И только у семидневного проростка устанавливается непрерывная сосудистая связь первого листа со стелой корня: зрелые элементы ксилемы в это время мы находим не только в самом листе, но и на всем протяжении листового следа — до внедрения его в стелу оси проростка. На проростках этого возраста можно установить, что радиальная плоскость, в которой проходит след первого листа, не совпадает полностью с радиальной плоскостью межсемядольного тяжа протоксилемы, а несколько смещена в сторону — к одной из семядолей. Первые элементы ксилемы листового следа в верхней части гипокотиля дифференцируются в контакте с метаксилемой добавочного проводящего пучка семядолей, а также оказываются в контакте с протоксилемными элементами межсемядольного тяжа как раз в том месте, где происходила его бифуркация и расхождение веточек к семядольным следам.

Следовательно, третья, межсемядольная группа протоксилемы в конце концов оказывается связанной с листовым следом первого листа, но контакт их сосудистых элементов устанавливается на довольно поздней стадии развития (рис. 3, см. вклейку в конце номера). В момент же прорастания межсемядольная протоксилема контактирует только с добавочными пучками медианных жилок семядолей.

Общая схема проводящей системы проростка *O. echidna* изображена на рис. 4.

Обсуждение результатов

В результате довольно многочисленных исследований установлено, что у двудольных растений преобладают три типа строения стелы корня (по числу групп первичной ксилемы): диархная, триархная и тетрархная. Полиархная структура корня, свойственная некоторым видам древесных растений (Thomas, 1914; Davey, 1916; Кондратьева-Мельвиль, 1959), имеет более ограниченное распространение.

Тип «архности» корня нельзя рассматривать в отрыве от структуры проводящего аппарата проростка в целом, которую он в какой-то степени отражает. Конструктивно наиболее простая (но не наиболее примитивная) диархная стела свойственна корням тех видов растений, которые в момент прорастания семени, т. е. в период формирования корневой стелы, не имеют дифференцированного эпикотиля и развитых боковых жилок в семядолях. В этом случае все проводящие ткани корня в проростке имеют продолжение в медианных жилках семядолей, каждая из которых связана с половиной корневой стелы. Этот тип свойствен многим высокоорганизованным группам растений, что дает основание некоторым исследователям считать его филогенетически продвинутым (Grandin et Pitot, 1962).

Вместе с тем среди семейств, занимающих высокое положение в системе, например среди сложноцветных, тыквенных и других, распространена и тетрархная структура корня, относимая некоторыми авторами к разряду примитивных (Grandin et Pitot, 1962). Этот тип допускает больше вариантов связи с проводящими пучками надземных органов. Наиболее часто у изученных видов, как и в случае диархной структуры,

все проводящие ткани корня имеют непосредственную связь с проводящими пучками семядолей. В этом случае они имеют продолжение не только в средней жилке семядолей, но и в дифференцирующихся одновременно с нею и достигших сильного развития боковых жилках. Такой способ связи стелы корня с системой проводящих пучков семядолей очень четко проявляется у *Helianthus annuus* L. (Василевская, 1961а), *Althaea rosea* L. (Василевская, 1961б), *Fagopyrum esculentum* Moench (Карташева, 1968).

Показано также, что при раннем развитии эпикотиля дополнительные группы первичной ксилемы при тетрархной структуре корня могут быть связаны с листовыми следами первых листьев, как это имеет место у *Abutilon avicennale* Gaertn. и *Impatiens parviflora* DC. (Кондратьева-Мельвиль, 1969).

Триархная структура наряду с тетрархной, широко распространенная среди бобовых, к которым принадлежит и объект нашего исследования, также допускает два типа связи с надземными органами. В наиболее распространенных случаях, описанных у родов *Pisum* (Compton, 1912—1913), *Vicia* (Данилова и Лузина, 1962), *Medicago* (Winter, 1932) и *Astragalus* (James, 1950; Панкова и Никитин, 1962), две группы протоксилемы связаны с медианными жилками семядолей, а третья имеет продолжение в рано обособляющемся первом листе. Рив (Reeve, 1948), подробно исследовавший эмбриогенез у *Pisum sativum*, вскрыл гистогенетические основы такого способа дифференциации прокамбиальной системы у проростков. Дело в том, что примордий первого листа закладывается в апикальной меристеме побега у *Pisum* очень рано — сразу же после начала разрастания лопастей семядолей. Плерома корня развивается в этом случае в контакте с плеромой оси зародыша, уже обладающей тремя детерминированными локусами дифференциации проводящих тканей. Это, по-видимому, и оказывает влияние на характер структуры корневой стелы. Можно полагать, что тот же принцип лежит в основе формирования структуры центрального цилиндра корня и в других случаях. Как известно, меристема корня формируется на сравнительно поздних стадиях эмбриогенеза — уже после заложения инициальных бугорков семядолей, а сам корень развивается из меристемы уже в процессе прорастания зародыша. Поэтому особенности структуры проводящего аппарата семядолей и эпикотиля (при его раннем развитии) оказывают влияние на формирование стелы корня.

Для разработки типологии зоны перехода большое удобство представляет сравнительно малая вариабельность вышеупомянутых типов «архности» корня и строгая (обычно легко поддающаяся анализу) обусловленность того или иного способа связи проводящих тканей корня и надземных органов особенностями морфогенеза последних. Некоторые типы проростков несколько выпадают из общей схемы, а структура их зоны перехода воспринимается как отклонение от типа. Именно такой характер зоны перехода оказался у *O. echidna*.

В момент наклевывания семян первый лист проростка *O. echidna* находится в состоянии мало дифференцированного бугорка. У однодневных проростков в прокамбии, соединяющем этот лист со стелой корня, еще отсутствуют зрелые элементы ксилемы и межсемядольный тяж протоксилемы корня не имеет прямой связи с эпикотилем. Поэтому она разделяется в верхней части гипокотиля на два тяжа, причленяющихся затем к проводящим пучкам семядолей.

Следовательно, у *O. echidna* не только тяжи протоксилемы, расположенные в семядольной плоскости, но и межсемядольный протоксилемный тяж связан со следами семядолей. При этом межсемядольная протоксилема связана не с боковыми жилками семядолей, как это имеет место в подобных случаях у других видов (Василевская, 1961а, б), а с медианной жилкой, построенной асимметрично.

Асимметричность медианной жилки семядоли отмечена Комптоном (Compton, 1912—1913) также и у вида *O. sativa*. К сожалению, схемы

перестройки проводящего аппарата в зоне перехода для этого вида Комптон не приводит. Наряду с этим у другого вида того же рода — *O. caput-galli*, по Комптону, корень на большем протяжении тетрархный, межсемядольные группы ксилемы имеются с двух сторон стелы и их разветвления причленяются к каждому из коллатеральных пучков, составляющих медианную жилку.

Следовательно, в роде *Onobrychis* мы встречаемся с особым типом зоны перехода. Он несколько варьирует у отдельных видов этого рода, сохраняя при этом общие главные черты: межсемядольные группы протоксилемы корня и гипокотиля так же, как и семядольные, связаны с медианными жилками семядолей. При этом у одних видов, как например у *O. caput-galli*, эта связь осуществляется на основе тетрархной структуры корневой стелы, а у других, как у *O. echidna*, — на основе ее триархной структуры. Соответственно этому в первом случае медианная жилка семядоли построена из двух двойных коллатеральных пучков и симметрична, во втором — асимметричная медианная жилка формируется из трех коллатеральных пучков. Это довольно редкий для двудольных случай формирования медианной жилки семядолей из нечетного числа коллатеральных проводящих пучков. Обычно, как отмечает Бейли (Bailey, 1965), медианная жилка семядоли у двудольных состоит из четного числа проводящих пучков.

Отсутствие полных данных для сравнительного анализа анатомии проростка видов рода *Onobrychis* и других родственных групп растений не позволяет нам высказаться с полной определенностью относительно возможного направления эволюции типов зоны перехода в роде *Onobrychis*.

Можно было бы предположить, что из двух вышеописанных вариантов зоны перехода исходным является вариант, установленный Комптоном для *O. caput-galli*. Такая структура зоны перехода могла в свою очередь сложиться на основе известного среди бобовых типа, для которого характерна связь межсемядольных тяжей протоксилемы с боковыми жилками семядолей при тетрархной структуре корня. Структура, свойственная *O. caput-galli*, могла сформироваться вследствие слияния боковых жилок с медианной. В таком случае зона перехода *O. echidna* может рассматриваться как отклонение от типа *O. caput-galli*, возникшее в результате редукции одного из протоксилемных тяжей в корне. Но против такого предположения говорит система жилкования семядолей у *O. echidna*. Единственная боковая жилка семядоли, как было показано выше, не имеет непосредственной связи с корнем и не оказывает никакого влияния на структуру его стелы. А на той стороне, где к медианной жилке причленяется межсемядольный тяж протоксилемы, боковая жилка отсутствует. Эти особенности жилкования семядолей у *O. echidna* позволяют сделать другое предположение относительно происхождения этого типа анатомии проростка. Скорее всего этот тип мог возникнуть из обычной триархной структуры бобовых, при которой единственный медианный тяж протоксилемы связан с медианной жилкой первого листа. Причиной видоизменения этого исходного типа могла быть задержка дифференциации эпикотиля при относительно раннем его заложении. Задержка дифференциации проводящих тканей в зачатке первого листа нарушает нормальный ход дифференциации тканей и в соответствующем секторе корневой стелы.

Если допустить такой путь эволюционного становления анатомии проростка для *O. echidna*, то более логично рассматривать и структуру зоны перехода у *O. caput-galli* как производную триархного типа *Pisum*, возникшую в результате задержки дифференциации эпикотиля. Только в данном случае возникла еще и вторичная тетрархная структура корня, обеспечивающая сохранение симметрии семядолей. О вторичности тетрархности у этого вида свидетельствует позднее появление четвертой группы протоксилемы в стеле (у самого кончика корня ее нет).

Onobrychis echidna — крайне специализированный вид. И, как мы видели, проявления этой специализации наблюдаются уже на очень ранних стадиях развития, обычно отличающихся значительной консервативностью структуры.

ЛИТЕРАТУРА

Василевская В. К. (1961а). Примитивные признаки анатомического строения проростков подсолнечника. Бот. журн., 46, 6. — Василевская В. К. (1961б). О связи между строением корня и жилкованием семядолей. Вестн. ЛГУ, 21, сер. биолог., 4.— Васильченко И. Т. (1937). Морфология прорастания бобовых в связи с их систематикой и филогенией. Тр. БИН АН СССР, сер. 1, 4. — Данилова М. Ф. и З. А. Лузина. (1962). О некоторых анатомических особенностях стебля французской чечевицы (*Vicia ervilia* Willd.) при лентовидной фасциации. Тр. по прикл. бот. генет. и селекц., 34, 1. — Карташева З. П. (1968). Строение зародыша и проростков культурной и дикой гречихи. Вестн. ЛГУ, 15, сер. биолог., 3. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1959). Анатомические особенности проростков дуба черешчатого (*Quercus robur*). Вестн. ЛГУ, 3, сер. биолог., 1. — Кондратьева-Мельвиль Е. А. (1969). Закономерности развития структуры проростков травянистых двудольных. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 71, 3, Отд. бот. и почвовед. — Панкова И. А. и А. А. Никитин. (1962). О строении некоторых камеденосных астрагалов на ранних стадиях онтогенеза. Тр. БИН АН СССР, сер. 5, Растит. сырье, 10, 1. — Bailey I. W. (1956). Nodal anatomy in retrospect. Journ. Arb., 37, 3. — Compton R. H. (1912—1913). An investigation of the seedling structure in the *Leguminosae*. Journ. Linn. Soc. Bot., 61. — Davey A. (1916). Seedling anatomy of certain *Amentiferae*. Ann. Bot., 30. — Duchaigne A. (1950). Une nouvelle étude ontogénique de l'appareil conducteur de Dicotylédonee. Rev. Gener. Bot., 57. — Esau K. (1965). Plant anatomy. — Grandin M. et A. Pitot. (1962). Anatomie des plantules d'*Anagyris foetida* L. Ses rapports avec les différentes théories sur les passage racine-tige. Bull. Soc. Linn. Normandie, 10, sér. 2, année 1961. — James E. (1950). Studies in the vascular and developmental anatomy of the subgenus *Hesperastragalus*. Amer. Journ. Bot., 37, 5. — Muller C. (1937). La tige feuillée et les cotylédons des Viciées a germination hypogée. Cellule, 46. — Reeve R. M. (1948). Late embryogeny and histogenesis in *Pisum*. Amer. Journ. Bot., 35, 9. — Thomas E. (1914). Seedling anatomy of *Ranales* and *Rosales*. Ann. Bot., 28, 59. — Winter C. (1932). Vascular system of young plant of *Medicago sativa* L. Bot. Gaz., 94, 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.
и
Ботанический институт
Академии наук
Таджикской ССР,
Душанбе.

(Получено 23 X 1970).

SUMMARY

Some special features of the transition region of *Onobrychis echidna* seedlings are described. These are the asymmetry of the vascular system in the cotyledons and of the cotyledon traces which are continuous with the triarch root stele. Each median cotyledonary vein is composed not of the usual two collateral strands but of the three collateral strands.

The additional strands of median cotyledonary veins are continuous with the third exarch protoxylem group of the triarch root stele. So all the three exarch protoxylem groups of the root are connected with median cotyledonary vein. Such structure of the latter is not common among Angiosperms and may be considered as a deviating type of the transition region.

УДК 581.145+581.162.3] : 582.542.1 : 633.584.5

Л. Р. Петрова

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ЦВЕТЕНИИ БАМБУКОВ

С 8 рисунками

L. P. PETROVA. SOME DATA ON THE FLOWERING OF BAMBOOS

Проведены наблюдения за цветением четырех видов бамбуков, интродуцированных на Черноморском побережье Кавказа: *Bambusa glaucescens* (Willd.) Sieb. ex Munro, *Sasa palmata* (Burbridge) A. Camus, *Pleioblastus pumilus* (Mitf.) Nakai и *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc.

Исследования показали, что цветение у исследованных бамбуков открытое, порядок раскрывания цветков в колоске акропетальный. Продолжительность цветения соцветия, отдельной веточки соцветия и колосков у рассмотренных видов бамбуков различна. Раскрывание цветков в колоске происходит неодновременно, оно сильно растянуто во времени. Цветение в основном утреннее и дневное. Пониженная температура задерживает цветение или вызывает его прекращение. Среднесуточная относительная влажность воздуха в диапазоне 56—94% не оказывает существенного влияния на суточную ритмику цветения и опыления бамбуков. У *Phyllostachys bambusoides* в отличие от других бамбуков лодикулы в раскрывании цветка участия не принимают. Цветковые чешуи у этого вида раздвигаются благодаря давлению пыльников и рылец пестика, хорошо развитых к моменту цветения.

В последнее десятилетие появилось довольно много работ, посвященных цветению и опылению злаков. Подавляющее большинство исследований касалось северных злаков, особенно хлебных и луговых из триб *Phalarideae*, *Agrostideae*, *Aveneae*, *Festuceae* и *Hordeae*. Но о тропических и субтропических злаках из триб *Andropogoneae*, *Paniceae*, *Bambuseae* и других сведений в литературе очень мало. Между тем, как отмечает А. Н. Пономарев (1964), чтобы получить полное представление о приспособлениях злаков к ветроопылению в рамках всего семейства, необходимо изучить цветение и опыление у представителей именно этих триб.

Антэкологические данные по бамбукам представляют, на наш взгляд, особый теоретический интерес, так как они занимают очень обособленное положение в системе злаков, находясь у истоков этого семейства. Но, к сожалению, до настоящего времени вопрос о цветении и опылении бамбуков остается совершенно не изученным.

Нами проведены наблюдения за цветением четырех видов бамбуков, интродуцированных на Черноморском побережье Кавказа: *Bambusa glaucescens* (Willd.) Sieb. ex Munro, *Sasa palmata* (Burbridge) A. Camus, *Pleioblastus pumilus* (Mitf.) Nakai и *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc. Исследования проводились в Батумском ботаническом саду с конца мая по август месяц 1970 г.

Климат Батуми умеренно теплый, влажно-субтропический. По данным метеорологической станции Батумского ботанического сада среднегодовая температура воздуха в Батуми в 1970 г. равнялась 14—15°, среднемесячная температура в мае была 16.8, в июне 19.1, в июле 22.6°; количество осадков за год составило 2528.4 мм, средняя относительная влажность воздуха в мае равнялась 78, в июне 82, в июле 87%; количество осадков

в мае было 91.2, в июне 104.1, в июле 13.2 мм; среднесуточная температура воздуха в мае составила 16.8, в июне 18.9, в июле 22.6°.

В период цветения бамбуков температура и влажность воздуха в 1970 г. были близкими к средним многолетним. Наблюдения за цветением бамбуков проводились нами с 9 часов утра до 8 часов вечера.

Порядок цветения в пределах соцветия и отдельного колоска, а также динамика цветения в течение суток изучались на 10 побегах одного куста. Количественный учет раскрывания цветков у каждого вида также проводился на 10 колосках 10 побегов.

В задачу нашего исследования входило изучение типа цветения, порядка раскрывания цветков в соцветии и колоске, продолжительности и динамики цветения, интенсивности цветения различных видов бамбука в течение суток. Изучалось влияние погодных условий на динамику суточного раскрывания цветков, цветение видов бамбука в зависимости от температуры и влажности воздуха. Проводились также наблюдения за состоянием частей цветка до цветения, в период цветения и после цветения у всех четырех видов бамбука.

Соцветия всех исследованных нами бамбуков представляют собой сложную метелку. Главная ось метелки долго растет в длину и образует расположенные на разной высоте боковые ветви, в свою очередь ветвящиеся. Таким образом, ветвление у этих бамбуков моноподиальное. Каждая веточка метелки (отходящая от оси соцветия) несет простые многоцветковые колоски (Петрова, 1970). У *Bambusa glaucescens* количество колосков на одной веточке метелки по сравнению с другими видами бамбуков очень небольшое (до четырех колосков). Часто отдельная веточка несет только один колосок. У *B. glaucescens* в одном кусте, как правило, цветут лишь отдельные побеги. На цветущем побеге почти нет листьев. От узлов стебля отходят пучки цветущих веточек (рис. 1).[1]

Количество цветков в колоске у исследованных нами видов бамбуков разное: у *Bambusa glaucescens* — от 4 до 11; у *Sasa palmata* — от 5 до 13; у *Pleioblastus pumilus* — от 5 до 16; у *Phyllostachys bambusoides* в колоске насчитывается только 3 цветка.

Мы установили, что цветение у бамбуков первоначально происходит в нижних колосках метелки, когда она еще не вышла и наполовину из листового влагалища, а затем распространяется на средние и верхние колоски.

У всех изученных нами бамбуков порядок раскрывания цветков в колоске акропетальный. Верхушечный цветок в колоске раскрывается последним, а наиболее развитый цветок располагается в базальной части колоска.

У бамбуков наблюдается сильное отставание в развитии верхних цветков колоска. В то время как в нижних цветках колоска тычинки содержат уже зрелую пыльцу, а гинецей имеет сформированные семяпочки, в верхних цветках репродуктивные органы находятся еще на начальной стадии дифференциации.

Тип цветения бамбуков хазмогамный (открытое цветение). Случая клейстогамии среди изученных нами видов не наблюдалось.

Продолжительность цветения соцветия, веточки соцветия и колосков у разных видов бамбука различна. Так у *Sasa palmata* продолжительность цветения метелки колеблется от 16 до 35 дней, а отдельного колоска от 6 до 27 дней. У *Phyllostachys bambusoides* продолжительность цветения веточки соцветия 13—19 дней. У *Pleioblastus pumilus* от начала цветения нижнего цветка в колоске до начала цветения верхнего проходит от 15 до 45 дней, а у *Bambusa glaucescens* 13—40 дней, т. е. продолжительность цветения колоска у этих видов бамбуков почти одинакова.

---

[1] В 1970 г., в период, когда проводились наблюдения, у *Bambusa glaucescens* цвел только один побег со стеблем толщиною 1.4 см, тогда как у данного вида самые толстые стебли имеют диаметр от 2.9 до 3 см. Поэтому у цветущего побега размеры колосков в соцветии были меньшими, чем на более толстых побегах, цветение которых мы наблюдали в предыдущие годы (1962—1964).

Раскрывание цветков в колоске происходит очень неравномерно. У *Bambusa glaucescens* после раскрывания первого нижнего цветка только через 1—2 дня раскрывается второй цветок. Последующие же цветки раскрываются через каждые 5—8 дней. У данного вида раскрывание цветков по длине стебля происходит непрерывно, то усиливаясь, то затихая. Нами наблюдалось непрерывное цветение на протяжении мая—июля в результате последовательного зацветания отдельных колосков на



Рис. 1. Цветущее растение *Bambusa glaucescens.*

стебле. У *Sasa palmata* раскрывание цветков в колоске происходит с интервалами в 1—11 дней, а в отдельных случаях до 22 дней. У *Pleioblastus pumilus* цветки в колоске раскрываются с интервалами в 2—8 дней, у *Phyllostachys bambusoides* — в 1—2 дня. Различия во времени раскрывания отдельных цветков особенно велики в верхней части колоска.

Раскрывание цветков бамбуков, в отличие от многих других злаков, характеризуется также большой растянутостью в течение суток. Нами установлено, что цветение бамбуков, как и других злаков, характеризуется определенной суточной ритмикой. Суточная ритмика у разных видов бамбука неодинакова. Цветение каждого изученного нами вида бамбука приурочено к определенному периоду суток. Так, у *Bambusa glaucescens* цветение, как правило, начинается с 10 часов утра и заканчи-

вается к 1 часу дня. У *Sasa palmata* цветки раскрывались чаще всего с 9 часов утра до 7 часов вечера, у *Pleioblastus pumilus* — с 9 до 10 часов утра, а у *Phyllostachys bambusoides* массовое раскрывание цветков происходило в первую половину дня, между 9 и 14 часами.

В ночное время наблюдение за цветением бамбуков не проводилось, но по числу раскрывшихся утром цветков мы можем предположить, что у изученных видов цветение в основном утреннее (*Pleioblastus pumilus* и *Bambusa glaucescens*) и дневное (*Sasa palmata* и *Phyllostachys bambusoides*).

Цветение у изученных нами видов бамбуков протекало в следующих диапазонах среднесуточных температур: у *Bambusa glaucescens* — от

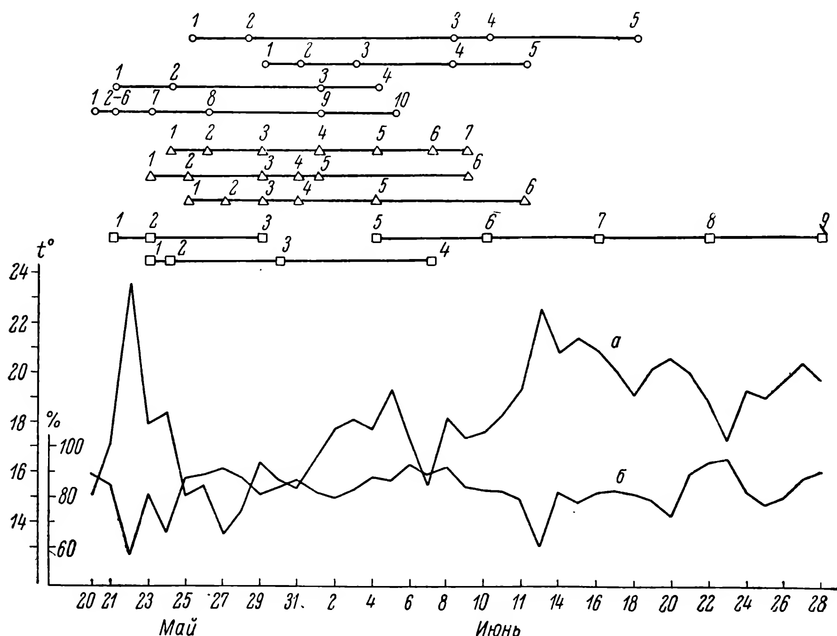


Рис. 2. Дневной ход распускания цветков в колоске у *Bambusa glaucescens*, *Pleioblastus pumilus* и *Sasa palmata*.

Каждая горизонтальная линия со значками обозначает порядок распускания цветков в одном колоске: кружками показаны цветки *Sasa palmata*, *треугольниками* — цветки *Pleioblastus pumilus*, *квадратами* — цветки *Bambusa glaucescens*; *а* — среднесуточная температура воздуха; *б* — среднесуточная влажность воздуха.

15.5 до 21.3°; у *Sasa palmata* — от 14.3 до 20.2°; у *Pleioblastus pumilus* — от 13.3 до 20.2° (рис. 2). При температуре ниже 13 и выше 21.3° цветение бамбуков нами не наблюдалось. Таким образом, суточная ритмика цветения изученных бамбуков определялась в первую очередь температурой. Пониженная температура задерживала цветение или оно совсем прекращалось.

Цветение изученных бамбуков протекало при различной относительной влажности воздуха; она колебалась в широких пределах — от 56 до 90% при цветении *Bambusa glaucescens*, от 66 до 92% при цветении *Pleioblastus pumilus* и от 66 до 94% при цветении *Sasa palmata*. У этого последнего вида самое обильное цветение наблюдалось при относительной влажности воздуха, равной 80—82% (рис. 2). Видимо, дождливая погода не сказывается на раскрывании цветков этого вида, так как *Sasa palmata* после ночного дождя утром обильно цветет. В дождливую пасмурную погоду цветение не прекращалось и у *Bambusa glaucescens*, хотя количество цветущих колосков резко уменьшалось. Можно предположить, что относительная влажность воздуха в диапазоне 56—94% не ограничивает цветение и опыление бамбуков и не влияет на их суточную ритмику; выпадение осадков также не препятствует цветению.

Цветение бамбуков носит пульсирующий характер. Оно осуществляется в виде отдельных вспышек, следующих друг за другом через определенное число дней. Вспышки цветения приурочены главным образом к утренним часам, характеризующимся высокой относительной влажностью и невысокой температурой воздуха. Хотя суточная ритмика цветения бамбуков в известной степени регулируется факторами внешней среды, она, по-видимому, является характерным и постоянным видовым признаком.

Как показали наши наблюдения, продолжительность открытого состояния цветков у различных видов бамбуков также неодинакова. От начала до полного раскрывания цветка у *Bambusa glaucescens* проходит 1.5 часа,



Рис. 3. Цветки *Pleioblastus pumilus* (*а*) и *Phyllostachys bambusoides* (*б*) в период цветения.

у *Pleioblastus pumilus* — 3 часа, а у *Sasa palmata* — около 4 часов. После окончания цветения цветок остается широко раскрытым у *Bambusa glaucescens* более 1 часа, у *Sasa palmata* более 6 часов и у *Pleioblastus pumilus* от 8 до 10 часов. Полное закрывание цветков у этих трех видов бамбука происходит только через сутки. У *Sasa palmata* многие цветки в соцветии остаются слегка приоткрытыми даже на 20-й день после цветения.

Угол отхождения нижней цветковой чешуи к моменту цветения у *Bambusa glaucescens* достигает примерно 90° (рис. 6), у *Pleioblastus pumilus* — 60° (рис. 3, *а*), а у *Sasa palmata* — 45°.

У *Phyllostachys bambusoides* цветок в период цветения раскрывается не полностью (рис. 3, *б*). Нижняя и верхняя цветковые чешуи у этого вида лишь слегка раздвигаются на верхушке благодаря давлению, которое оказывают пыльники и рыльца, хорошо развитые к этому времени. Тычиночные нити и столбик пестика в этот период уже очень длинные, но свернуты в цветке спиралью. Как только цветковые чешуи слегка приоткрываются, тычиночные нити и столбик быстро раскручиваются и выносят пыльники и рыльца за пределы чешуй. После этого цветковые чешуи снова плотно закрываются.

Наши наблюдения за состоянием цветка у *Bambusa glaucescens*, *Sasa palmata* и *Pleioblastus pumilus* до цветения, в период цветения и после него показали, что у этих видов в раскрывании цветка большую роль играют лодикулы. Как и у *Phyllostachys bambusoides*, они имеют по 3 лодикулы, которые окружают завязь. Две из них, одинаковые по величине, прилегают к нижней цветковой чешуе, а также к краям верхней

чешуи; третья, значительно меньшая, располагается с абаксиальной стороны верхней цветковой чешуи (рис. 4).

Еще Хакел (Hackel, 1880, 1881) отмечал, что перед цветением лодикулы злаков имеют вид нежных тонких пленочек. Во время цветения они в основании набухают, приобретая луковицеобразную или шарообразную форму, и представляют собой сочные блестящие образования. Набухая, лодикулы производят сильное давление, отодвигая нижнюю цветковую чешую и способствуя раскрыванию цветка. После цветения лодикулы спадаются, превращаясь в тонкие пленочки. В настоящее время рассматривается вопрос о внутренних процессах, протекающих в лодикулах во время цветения (Пономарев, 1960; Банникова, 1964а, б). Выяснено, что во время цветения злаков осмотическое давление в нижней утолщенной части лодикул возрастает в 2—2.6 раза. По мнению указанных авторов, увеличение осмотического давления является причиной поглощения лодикулами воды и их набухания, что влечет за собой раскрывание цветков.

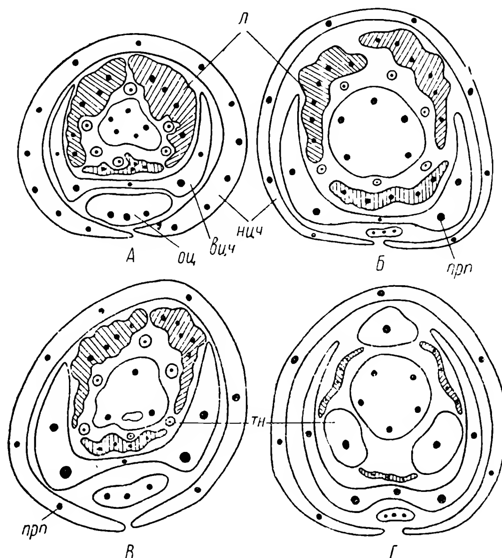


Рис. 4. Схема поперечных срезов цветка бамбуков на уровне основания завязи.

А — *Bambusa glaucescens*, *Б* — *Pleioblastus pumilus*, *В* — *Sasa palmata*, *Г* — *Phyllostachys bambusoides*; *нцч* — нижняя цветковая чешуя; *вцч* — верхняя цветковая чешуя; *л* — лодикула; *тн* — тычиночная нить; *прп* — проводящий пучок; *оц* — ось цветка.

У исследованных нами бамбуков также наблюдались изменения лодикул во время цветения и после него (рис. 5). Так, например, у *Bambusa glaucescens* лодикулы в закрытом цветке имеют вид узких, тонких пленочек, заостренных в верхней части. Затем основания лодикул начинают сильно набухать и образуют вздутия, которые у двух передних лодикул появляются сперва только с одной стороны, обращенной к краям нижней цветковой чешуи. Задняя же лодикула набухает в основании равномерно. Цветок начинает слегка приоткрываться и нижняя цветковая чешуя отгибается в сторону на 90°. Видимо, 2 передние лодикулы способствуют раздвиганию краев верхней цветковой чешуи, а задняя лодикула давит на центральную часть этой чешуи и на завязь, также способствуя раздвиганию цветковых чешуй.

Постепенно набухание лодикул достигает максимальной величины. В основании всех лодикул образуются вздутия — «мешки». Лодикулы сильно давят на цветковые чешуи, которые раскрываются, образуя почти прямой угол с осью цветка.

В механизме раскрывания цветка у бамбуков мы можем отметить сходство с ковылями, цветки которых также имеют 3 лодикулы (Яковлев и Солнцева, 1965). У бамбуков после полного раскрывания цветка лодикулы долгое время остаются набухшими. На наш взгляд, механизм закрывания цветка у бамбуков также связан с лодикулами. Постепенная потеря тургора, видимо, вследствие уменьшения осмотического давления в лодикулах, приводит к тому, что они начинают спадаться; цветковые чешуи возвращаются в исходное положение и в результате цветок закрывается. Процесс этот происходит очень медленно, поэтому цветок у бамбука после цветения более часа остается широко раскрытым и только через сутки полностью закрывается. В закрытом после цветения цветке лодикулы снова приобретают вид тонких пленочек, но уже менее прозрач-

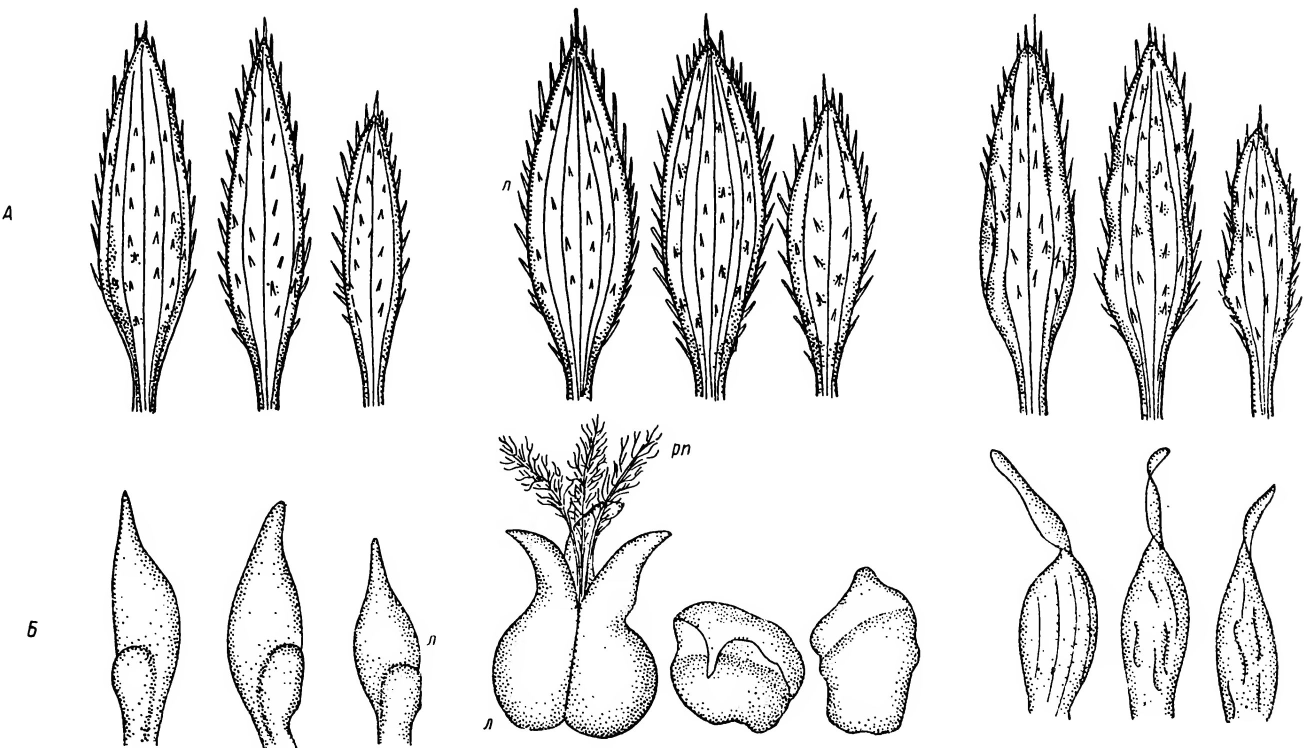


Рис. 5. Морфология лодикул у *Phyllostachys bambusoides* (*А*), *Bambusa glaucescens* (*Б*), *Pleioblastus pumilus* (*В*) и *Pleioblastus distichus* (*Г*).

Лодикулы (л): *1* — до цветения (закрытый цветок); *2* — во время цветения (открытый цветок); *3* — после цветения; *рп* — рыльце пестика.

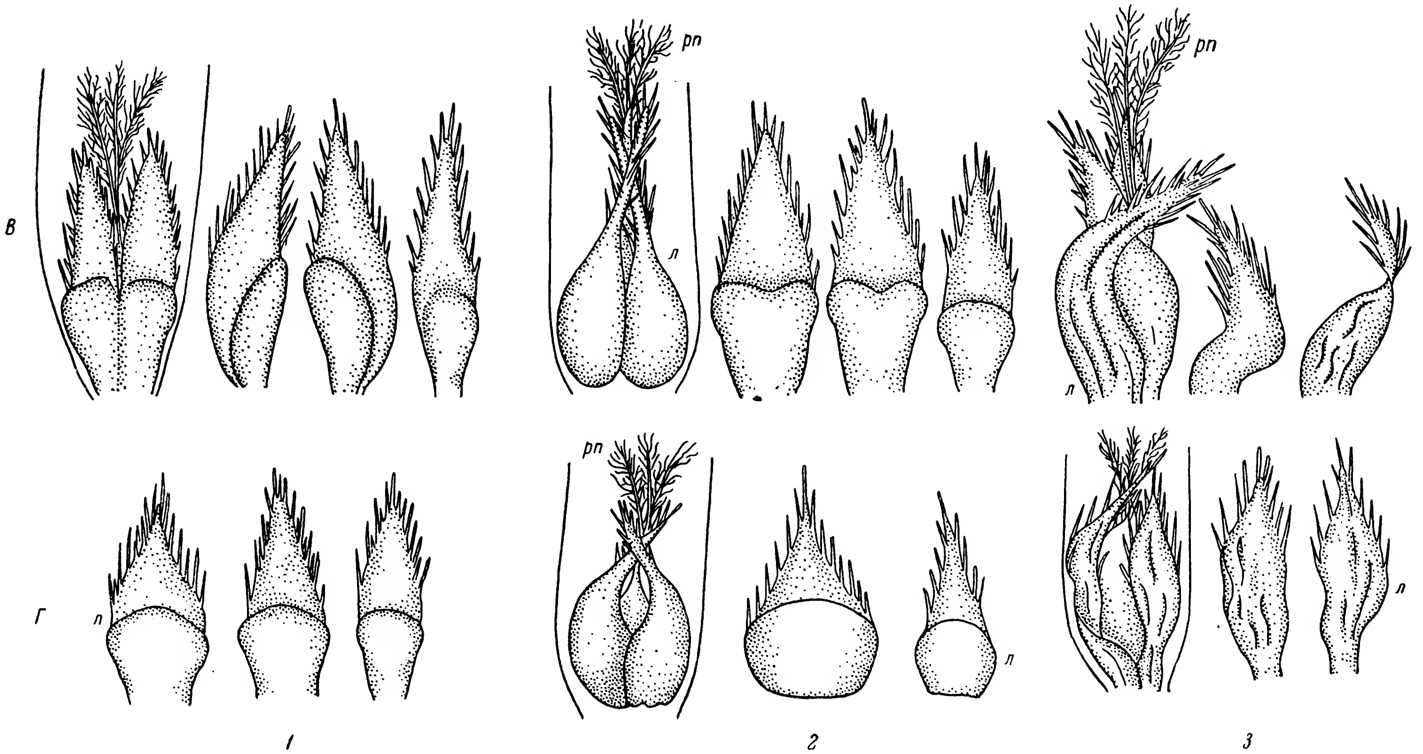


Рис. 5 (*продолжение*).

ных. Видимо, в них произошли сильные структурные изменения. Специальных исследований в этом направлении нами не проводилось. А. В. Добротворская (1962), изучавшая морфолого-анатомические особенности лодикул у некоторых представителей семейства злаков, отметила, что у лодикул хорошо развиты клетки мезофилла (губчатой паренхимы) и проводящая система. В эпидермисе у них имеются парные клетки устьица и клетки гидроцитного типа, а также простые и железистые волоски. Выраженность этих структур находится в тесной зависимости от степени развития цветка и обусловливает морфологические изменения лодикул в онтогенезе.

У *Pleioblastus pumilus* и *Sasa palmata* раскрывание цветка происходит так же, как и у *Bambusa glaucescens* — с помощью лодикул. Механизм раскрывания цветка такой же. Лодикулы этих видов бамбуков различаются лишь по форме и размерам. Самые крупные лодикулы у *Phyllostachys bambusoides*, самые маленькие у *Sasa palmata*. У *Ph. bambusoides* лодикулы ланцетовидной формы, у *S. palmata* эллиптической, у *B. glaucescens* неправильно ланцетовидной и у *Pleioblastus pumilus* неправильно ромбовидной.

У *Phyllostachys bambusoides* лодикулы имеют опушение по краям и по всей поверхности, у *Pleioblastus pumilus* и *Sasa palmata* — только в верхней части, а у *Bambusa glaucescens* они совершенно голые (рис. 5). У *Sasa palmata* лодикулы по краям окрашены в сиреневый цвет. У этого вида, а также у *B. glaucescens* и *Phyllostachys bambusoides* верхняя и средняя части пыльников имеют сиреневатую окраску. Края цветковых чешуй и рыльца окрашены в розовато-фиолетовый цвет.

Лодикулы у бамбука *Phyllostachys bambusoides*, на наш взгляд, никакого участия в раздвигании чешуй не принимают. Как до цветения, так и во время цветения и после него они имеют вид тонких пленочек, окружающих завязь. Нами подмечено лишь незначительное набухание тканей лодикул во время цветения (рис. 5, *А*).

Наблюдения до цветения, в период цветения и после цветения у всех исследованных нами видов бамбука показали, что соотношение частей цветка, их размеры и степень развития сильно изменяются. Так, в закрытом цветке у всех этих видов тычинки располагаются вертикально, по размерам не превышая верхнюю цветковую чешую. Тычиночная нить в это время еще короткая, примерно в 2—3 раза короче пыльника. Пыльники содержат зрелую пыльцу. Завязь небольшая, у *Pleioblastus pumilus* слегка вытянута. Столбик у *Bambusa glaucescens*, *Sasa palmata* и *Pleioblastus pumilus* короткий, имеет размер завязи. У *Phyllostachys bambusoides* столбик длинный, свернут в закрытом цветке спиралью. Он примерно раз в 7 превышает по длине завязь. Трехлопастные рыльца в закрытом цветке прижаты друг к другу. У *Sasa palmata* они уже в закрытом цветке сильно опушенные. Завязь и тычиночные нити со всех сторон охватываются хорошо развитыми лодикулами. Лодикулы крупные и своими верхушками достигают основания рылец.

В слегка открытом цветке наблюдается увеличение размеров тычиночной нити. Пыльники высовываются из цветковых чешуй. У *Sasa palmata* и *Bambusa glaucescens* сначала из цветка показываются верхушки пыльников. Затем, как правило, одна тычинка опережает по скорости развития другие тычинки. Тычиночная нить ее быстро вытягивается и выбрасывает пыльник из цветка, который принимает горизонтальное положение (вследствие этого тычинка приобретают форму буквы Г). Остальные тычинки в это время прижаты к рыльцу, которое чуть выглядывает из цветка.

Размеры остальных частей цветка остаются без изменений (см. таблицу). Лопасти рыльца в приоткрытом цветке еще прижаты друг к другу и расположены вертикально. Опушение их в это время уже четко выражено.

При раскрывании цветка у *Bambusa glaucescens* и *Sasa palmata* тычинки в цветке сперва располагаются рыхло. Длина их превышает длину верхней цветковой чешуи. Из цветка тычинки выбрасываются не одно-

временно. Сначала 1 пыльник свешивается вниз, 2 пыльника в это время находятся еще в горизонтальном положении (они лежат над лопастями рыльца), а 3 в вертикальном. Когда 4 тычинки уже свешиваются вниз,

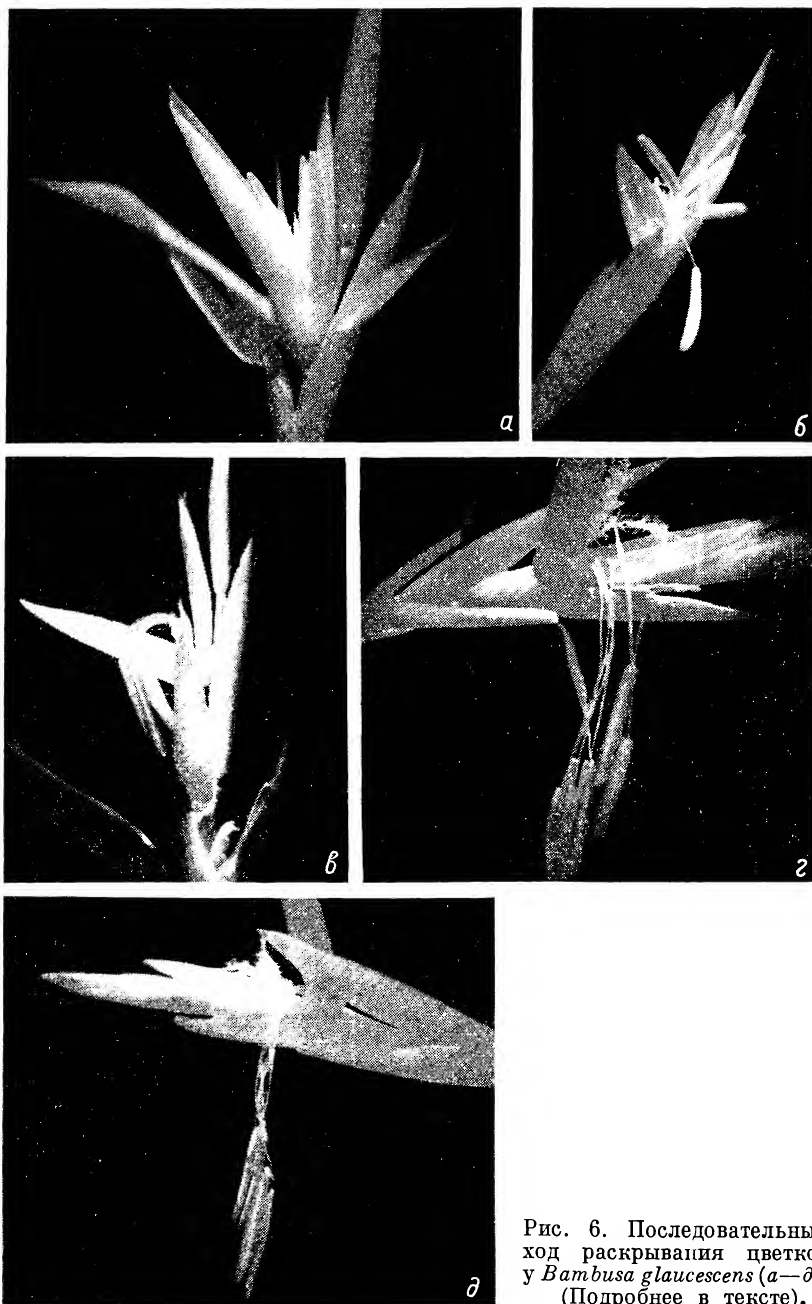


Рис. 6. Последовательный ход раскрывания цветков у *Bambusa glaucescens* (*а—д*). (Подробнее в тексте).

2 еще занимают вертикальное положение, их тычиночные нити остаются короткими. Это происходит через час после начала раскрывания цветка. Еще через час пятая тычинка изгибается над рыльцем, лопасти которого располагаются почти горизонтально. В это время они уже сильно опущены. Шестая тычинка свешивается вниз еще 4 часа. Таким образом, даже в одном и том же цветке происходит неодновременное развитие тычинок. Лопасти рыльца также расходятся неодновременно — сначала одна отходит в сторону, а затем сразу две.

Изменение размеров частей цветка у *Phyllostachys bambusoides* в фазу цветения (длина в сантиметрах) (средние данные измерения 25 цветков)

Состояние цветка	Тычиночная нить	Пыльники	Завязь	Столбик	Рыльце	Лодикулы
Перед цветением (закрытый цветок)	0.5	1.0	0.2	1.5	0.5	0.5
Перед цветением (приоткрытый цветок)	1.3	1.0	0.2	1.5	0.5	0.5
Во время цветения	2.1	1.0	0.2	1.7	0.5	0.5
После цветения	6.0	1.0	0.3	1.7	0.5	0.5

На рис. 6 представлен последовательный ход раскрывания цветка у *Bambusa glaucescens*.

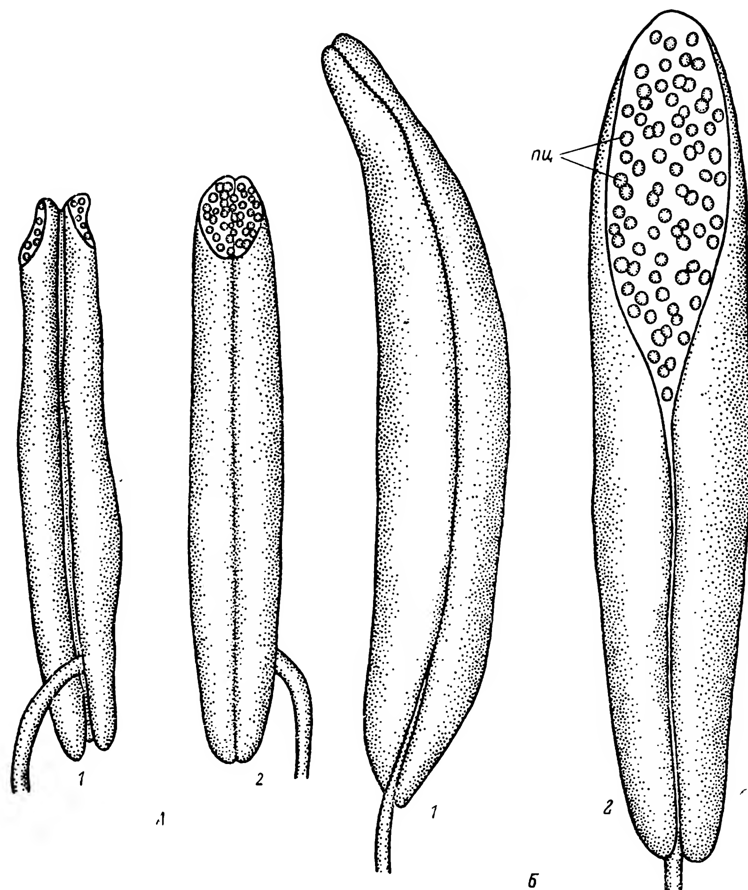


Рис. 7. Морфология пыльников в период их раскрывания.

А — *Sasa palmata*, *Б* — *Pleioblastus pumilus*; *1* — вид со стороны прикрепления тычиночной нити; *2* — вид сбоку; *пц* — пыльца.

Пыльца высыпается из пыльников, когда они находятся за пределами цветковых чешуй.

У всех рассмотренных нами видов бамбука пыльники раскрываются вначале на верхушке, а затем продольной щелью до основания. Они раскрываются полностью, когда начинают подсыхать. Тычиночная нить прикреплена не к середине связника, как у других злаков, а к его нижней части (рис. 7).

После того как цветение закончилось, тычинки с пустыми пыльниками еще некоторое время (иногда сутки и более) висят за пределами цветковых чешуй. У *Pleioblastus pumilus* и *Sasa palmata* рыльце остается в жиз-

неспособном состоянии довольно долго, до тех пор, пока цветок остается открытым. Постепенно лопасти рыльца начинают подвядать, а затем совсем засыхают.

После цветения лодикулы всех изученных нами видов бамбука сохраняются в виде тонких сухих пленочек у основания завязи, которая сильно разрастается в длину и ширину. У *Sasa palmata* и *Phyllostachys bambusoides* при формировании зерновки нижняя и верхняя цветковые чешуи оказываются плотно прижатыми к ней. Длина верхней цветковой чешуи не превышает длины зерновки. Лодикулы также остаются у основания зерновки в виде сухих коричневых пленочек; длина их в 5 раз меньше длины зерновки (рис. 8).

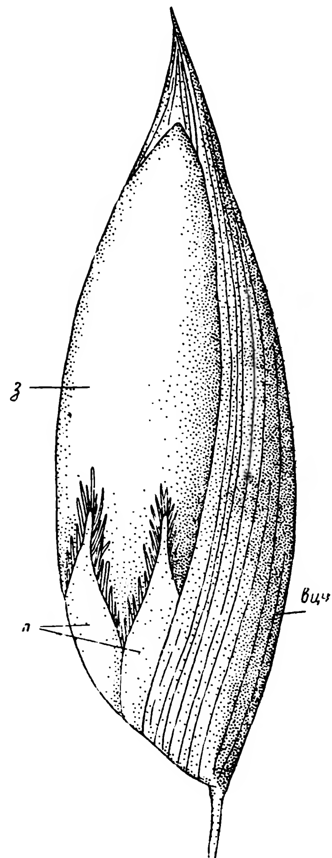


Рис. 8. Молодая зерновка *Sasa palmata*.

з — зерновка; *вцч* — верхняя цветковая чешуя; *л* — лодикулы.

У *Sasa palmata* в колоске можно наблюдать одновременно и цветение и плодоношение. В одном колоске могут быть раскрытые цветки и довольно крупные плоды. Следует заметить, что плодоношение у бамбуков очень слабое (Gioelli, 1935; Морозова, 1965; Петрова, 1970). Это мы можем в какой-то мере объяснить особенностями цветения бамбуков. Как мы уже отмечали выше, цветение метелки у бамбуков очень растянуто, цветки в колосках раскрываются по очереди, в день максимум по одному цветку в колоске. Таким образом, когда цветет один цветок, другой еще закрыт. Только при одновременном раскрывании нескольких цветков может произойти опыление и завязаться плод. Тем не менее у *Phyllostachys bambusoides* в каждом цветке веточки соцветия, у которой закончилось цветение, имеется разросшаяся завязь с сухими рыльцами. Значит опыление произошло. Но почему же не все завязи развиваются до зерновок? На этот вопрос дать ответ, видимо, поможет детальное изучение микро- и макроспорогенеза бамбуков.

За помощь, оказанную при выполнении настоящей работы, выражаю благодарность Г. А. Морозовой и М. Д. Андреевой.

ЛИТЕРАТУРА

Банникова В. А. (1964а). Некоторые вопросы биологии и экологии цветения и опыления злаков. Автореф. диссерт. — Банникова В. А. (1964б). О раскрывании цветков и удлинении тычиночных нитей у злаков. Бот. журн., 49, 5. — Добротворская А. В. (1962). Морфологические особенности лодикул у некоторых представителей семейства злаковых. Тр. БИН АН СССР, сер. VI, 5. — Морозова Г. А. (1965). Цветение и плодоношение бамбуков. Сообщ. АН ГрузССР, 38, 1. — Петрова Л. Р. (1970). Морфология репродуктивных органов некоторых видов подсемейства *Bambusoideae*. Бот. журн., 55, 2. — Пономарев А. Н. (1960). Изучение цветения и опыления растений. Полевая геоботаника, 2. — Пономарев А. Н. (1964). Цветение и опыление злаков. Уч. зап. Пермск. гос. унив., т. 114. — Яковлев М. С. и М. П. Солнцева. (1965). Некоторые вопросы морфологии цветка и эмбриологии ковылей. В сб.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. — Gioelli F. (1935). Ricerche embriologiche sulla *Phyllostachys nigra* Munro. Ann. Bot., 21. — Hackel E. (1880). Über das Aufblühen Gräser. Bot. Ztg., 25. — Hackel E. (1881). Untersuchungen über die Lodiculae der Gräser. Engler. Bot. Jahrb., 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 5 XII 1970).

SUMMARY

The flowering of the four species of bamboo introduced into the area of the Black sea cost of the Caucasus, namely *Bambusa glaucescens* (Willd.). Sieb. ex Munro, *Sasa palmata* (Burbridge) A. Camus, *Pleioblastus pumilus* (Mitf.) Nakai and *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc., has been studied.

Observations were made on the type of flowering, sequence of opening of flowers of inflorescence and ears, duration and dynamics of flowering, its intensity in different species during the day, influence of weather conditions on the dynamics of diurnal opening of the flowers, dependence of flowering on temperature and air humidity.

The state of flowers parts before flowering, during and after it in all the four species of bamboo, as well as the mechanism of opening of the flowers have been studied.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 001.8 : 77 : 581.524.4

Н. И. Жданов

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОЕКТИВНОГО ПОКРЫТИЯ ПОЧВЫ РАСТЕНИЯМИ МЕТОДОМ ФОТОГРАФИРОВАНИЯ ПЛОЩАДОК

С 1 рисунком

N. I. ZHDANOV. DETERMINATION OF PROJECTIVE COVERING OF SOIL WITH PLANTS BY THE METHOD OF AREAS PHOTOGRAPHY

В статье изложена методика определения проективного покрытия почвы растениями фотографированием площадок. Площадки фотографируются сверху с помощью специального штатива. Процент покрытия растениями почвы определяется по соотношению веса изображений на бумаге их проекций и общего веса фотографии площадки.

Специалистам разных профилей часто приходится иметь дело с проективным покрытием почвы растениями. Зная степень проективного покрытия, можно судить об изреженности посевов, целесообразности подсева культур, а также, об ожидаемой продуктивности угодий. Важно знать полноту покрытия почвы растениями при залужении склонов и возделывании культур на склоновых землях. Это дает возможность предполагать о степени опасности водной и ветровой эрозии почв. Наконец, определение проективного покрытия важно при геоботанических и других исследованиях.

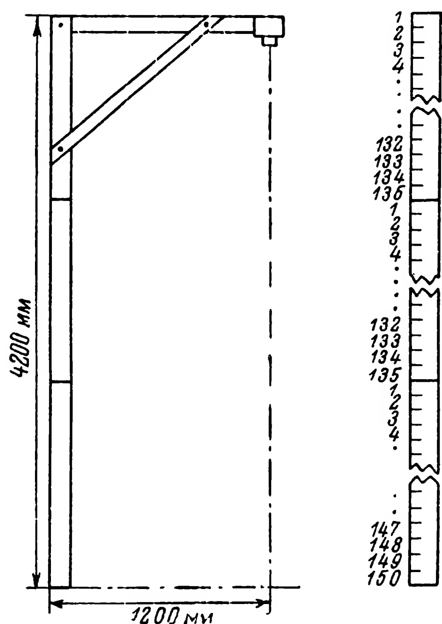
Площадь проективного покрытия почв растениями определяется измерением площади, занимаемой проекциями надземных частей растений на квадратах (см. Понятовская, 1964). Для учета процента покрытия площади используются также линейные трансекты, на которых определяются линейные размеры пересекаемых шнуром надземных частей растений (см. Понятовская, 1964). В последнее время определение покрытия растениями почвы проводят точечным методом (см. Понятовская, 1964).

В литературе описаны случаи использования метода фотографирования для определения почвозащитного показателя растительного покрова. Так, Бен Осборн (1940) предложил метод многоплановой съемки. При этом между растительным покровом и поверхностью почвы помещают белую линейку с делениями. Съемку делают с «вертикальной» и «горизонтальной» позиций. Оценку в обоих случаях выражают в баллах и определяют средний балл.

При изучении противоэрозионной устойчивости почв под различными сельскохозяйственными культурами нами была разработана методика определения степени проективного покрытия почвы растениями фотографированием отдельных площадок. Данный метод имеет ряд преимуществ: простота исполнения; минимум затрат труда в полевых условиях; возможность увеличения числа повторностей; фотография объективно фиксирует состояние растительности на площадке, тогда как результаты применения других методов в той или иной мере зависят от субъективных особенностей исполнителя.

Сущность этого метода заключается в фотографировании сверху отдельных площадок и определении процента покрытия растениями почвы по соотношению веса бумажных изображений их проекций и общего веса фотографии площадки.

Проходя по диагонали исследуемого поля, сенокоса или пастбища, фотографируют отдельные площадки при помощи специального штатива (см. рисунок). Максимальная высота штатива составляет 4.2 м. Для изготовления штатива использовались деревянные рейки сечением 35×50 мм. Вертикальная стойка состоит из трех реек длиной по 1.5 м, соединенных подвижно при помощи металлических хомутов с зажимами, что позволяет раздвигать их в зависимости от требуемой высоты.



Штатив для фотографирования площадок.

1 — общий вид штатива; 2 — шкала на вертикальной стойке с фотокамерой.

Для облегчения работы на вертикальной стойке имеется шкала в сантиметрах. Длина поперечной горизонтальной части — 1.2 м. На конце ее устанавливается держатель для крепления фотокамеры.

Перед началом фотографирования передвигают рейки вертикальной стойки, чтобы получить необходимую высоту, и устанавливают на объективе расстояние, указанное на шкале стойки. После этого заводят самоспуск фотокамеры и ставят штатив в вертикальное положение так, чтобы ее объектив был направлен в центр снимаемой площадки. Для этой операции вполне достаточно 10 секунд, на которые рассчитан самоспуск. Установленная таким образом фотокамера автоматически производит съемку площадки.

При необходимости более детального изучения проективного покрытия площадок растениями перед фотографированием необходимо положить на площадку белую линейку с делениями, которая на фотографии будет использоваться в качестве шкалы. Величина Фотографируемой площадки зависит от высоты растений, степени развития и способа посева культур. Так, например, проведенные нами исследования показали, что для посевов трав и культур сплошного сева (пшеница, ячмень, овес и др.) достаточны площадки в 1 м^2.

В культурах, выращиваемых широкорядным или квадратно-гнездовым способом, на 1 м^2 размещается всего 2—6 растений. Чтобы получить достаточно достоверные данные о проективном покрытии почвы растениями в таких случаях необходимо фотографировать площадки площадью не менее 3 м^2, а в посевах таких культур, как бахчевые, еще больше. В широкорядных и квадратно-гнездовых посевах важно правильно выбрать объект съемки; для этого площадка должна фотографироваться так, чтобы две стороны снимка были параллельны направлению рядков высеваемых культур.

В наших исследованиях, проведенных в шестикратной повторности, проводились съемки площадок размером в 1 м^2 для культур сплошного сева и в 3 м^2 для пропашных культур.

При съемках на склоновых землях штатив устанавливается так, чтобы горизонтальная часть была направлена поперек склона. Изображение на фотоснимке в этом случае будет не совсем резким, но на соотношение

покрытой и непокрытой растениями площади на фотографии это не оказывает заметного влияния.

После того как отпечатаны снимки, обрезают все чистые края, оставляя только изображение площадки. Обрезанные фотографии, каждую в отдельности, взвешивают на аналитических весах. После этого на фотографиях очерчивают карандашом места, не покрытые растениями, и аккуратно вырезают их ножницами. Остатки фотографий снова взвешивают и по соотношению величин, полученных при втором и первом взвешивании, находят процент покрытия площадки растениями. По данным шести определений определяют средний процент покрытия.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1964). Изучение смен растительного покрова. В кн.: Полевая геоботаника, III. — Бен Осборн. (1940). Использование метода фотографирования для определения почвозащитного показателя растительного покрова. — Заславский М. Н. (1966). Эрозия почв и земледелие на склонах. — Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах. (1961). Изд. АН СССР. — Понятовская В. М. (1964). Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах. В кн.: Полевая геоботаника, III.

Карачаево-Черкесская
областная сельскохозяйственная
опытная станция,
г. Черкесск.

(Получено 23 VI 1970).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 576.16 : 582.683.2 (265.53)

А. И. Толмачев

НОВЫЙ ВИД *DRABA* С ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ

A. I. TOLMATCHEV. A NEW SPECIES OF *DRABA* FROM THE OKHOTSK SEA COAST

В 1970 г. А. П. Хохряков, занимающийся в течение последних лет изучением флоры Магаданской области, передал мне небольшую серию образцов *Draba*. Как легко было установить с первого же просмотра, эти образцы представляют вид, незнакомый мне ни по обработке рода для «Флоры СССР», ни по позднейшим сборам моих коллег. Данные о растениях, с которыми могли бы быть отождествлены образцы, собранные Хохряковым, отсутствуют и в доступной мне литературе. То, что мы имеем дело с образцами нового, еще не описанного вида, не оставляло сомнений. Не обнаруживая особой близости к какому-либо из знакомых мне видов *Draba*, новый вид кажется мне наиболее близким к *D. baicalensis* Tolm., описанной с гор у побережья Байкала (п-ов Святой Нос). Этот вид должен быть включен в состав серии *Rupestres* Tolm., хорошо охарактеризованной морфологически, но, быть может, представляющей «сборную» группу в филогенетическом плане. С любезного разрешения А. П. Хохрякова я публикую ниже описание собранного им нового вида.

Draba (series *Rupestres*) *villosula* Tolm., sp. n.

Perennis, laxe caespitosa. Folia radicalia rosulata, 6—8 mm longa, oblongo-obovata, apice cuneata vel rotundata, basi attenuata, margine integra, rarius dentibus solitariis inconspicuis instructa, utrinque pilis brevibus ramosis cum rigidioribus simplicibus intermixtis densissime vestita, apice et ad basin interdum margine seta rigidiuscula gerentia. Scapi aphylli vel uni- vel bifoliati, tenues, plus minusve curvati, floriferi 5—8 cm alti, in parte inferiore pilis simplicibus patentibus necnon ramosis dense obtecti, supra glaberrimi. Racemus laxiusculus 4—9-florus, pedicelli tenuissimi glabri vel pilis solitariis ramosis gerentes. Sepala laete viridia, late elliptica, pilis simplicibus plus minusve obsita vel glaberrima. Petala alba obovata apice rotundata, 4—5 mm longa. Siliculae (solum immaturae vidi!) oblongo-ellipticae vel oblongo-lanceolatae, pedicello subaequilongae, stylo tenui cr. 1 mm longo coronatae, glabrae. Habitat in Sibiria boreali-orientalis, in vicinitate oppidum Nagajevo, ad litora septentrionali maris Ochotensis, in declivio glareoso. 11 Jul. 1968 (fl. et fr. immat.), leg. A. P. Khokhriakov.

Drabae baicalensi Tolm. ut videtur proxima sed foliis pilis partim ramosis vestitis, scapis in parte superiore glaberrimis, pedicellis glabris, floribus majoribus, siliculis glabris, stylo duplo vel triplo longiore differt.

Нахождение описанного нового вида в одном из наиболее освоенных районов Охотского побережья является своего рода сигналом, указывающим на перспективность тщательного флористического изучения приохотских районов, флора которых развивается под влиянием близости моря и значительных горных поднятий.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 4 II 1971).

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.475.4 : 634.948 (574.21)

П. Г. Пугачев

АМАН-КАРАГАЙСКИЙ БОР КУСТАНАЙСКОЙ ОБЛАСТИ КАК ФРАГМЕНТ ЕСТЕСТВЕННЫХ НАСАЖДЕНИЙ СОСНЫ *PINUS SILVESTRIS* L. НА ЮЖНОМ ПРЕДЕЛЕ ЕЕ АРЕАЛА

P. G. PUGATCHEV. AMAN-KARAGAISKY PINE-FOREST OF KUSTANAY AREA AS A FRAGMENT OF NATURAL STAND OF PINE *PINUS SILVESTRIS* L. AT THE SOUTHERN LIMIT OF ITS AREA

В статье изложены некоторые морфологические особенности сосны обыкновенной в Аман-Карагайском бору. Приводятся геоботанические описания сосновых насаждений этого бора с учетом таксационных показателей древостоев, возобновления сосны и индикационных свойств растительности нижних ярусов. Подчеркивается значение Аман-Карагайского бора как эталонного лесного массива, характеризующего сосняки островных боров Кустанайской области. Эти боры представляют особый интерес как южные форпосты сосны, произрастающей на ее южной климатической границе.

Впервые растительность островных боров Кустанайской области в общих чертах была описана И. М. Крашенинниковым (1924), Н. В. Павловым (1925) и В. И. Барановым (1927). В их работах, в основном ботаникогеографического направления, подчеркивается реликтовый характер насаждений этих лесных массивов. Некоторые сведения геоботанического характера о борах Кустанайской области приводят Т. Б. Вернандер (1938), С. С. Левицкий (1938), Л. А. Демченко (1961), П. Г. Пугачев (1969) и другие. Л. Н. Грибанов (1965), рассматривая сосновые леса Казахстана в целом, относит островные боры Кустанайской области к провинции ленточных сосняков Тургайского пролива Зюсса. Он подразделяет их на степные сосняки Абуго-Тобольской ложбины стока (боры Ара-Карагай, Казын-Басы, Аман-Карагай) и на опустыненные сосняки Абуго-Тургайской ложбины стока (бор Наурзум-Карагай).

Фитоценотические описания сосновых лесов Кустанайской области в литературе почти отсутствуют. В этом отношении изучен лишь бор Наурзум-Карагай (51° с. ш.); его сосновые насаждения довольно подробно описаны Б. Б. Гореловым (1938).

Сведения о флористическом составе и фитоценотическом строении сосновых насаждений одного из самых крупных островных боров Тургая — Аман-Карагайского бора — крайне ограничены. Об этом боре даже в отчете об лесоустройстве, проведенном в 1961 г., приводятся только краткие сведения (о «сухом», «равнинном», «низинном» и «западинном» лесах без их геоботанических описаний). Между тем, как это отметил еще Н. В. Павлов (1926), среди других лесных массивов бор Аман-Карагай отличается наиболее типичными местообитаниями сосны на южном пределе ее ареала.

Аман-Карагайский бор (52°10′—52°32′ с. ш. и 63°49′—64°40′ в. д.) расположен в южной части Тоболо-Убаганского водораздела вдоль пере-

сыхающего летом русла р. Ащибуй. Лесной массив занимает древнеаллювиальные всхолмления из желтых или реже белых песков, отложенных в среднем плиоцене (А. Г. Гаель и Н. А. Воронков, 1963). Район расположения бора входит в подзону разнотравно-дерновиннозлаковых степей на южных малогумусных черноземах и темнокаштановых почвах. Среднегодовое количество осадков здесь составляет 250—300 мм, испаряемость 600—500 мм, средняя относительная влажность воздуха летом — 40—45%.

По данным учета лесного фонда 1961 г., при общей площади всего лесного массива, превышающей 80 тыс. га, леса занимают около 42 тыс. га. Основной лесообразующей породой в бору является сосна обыкновенная *Pinus silvestris* L., которой занято до 14 тыс. га. Сосна в бору низкоросла и в возрасте 100—120 лет почти не превышает 25 м, но стволы ее толстокоры и отличаются довольно высокой полнодревесностью.

Существенной особенностью местной сосны являются интенсивные формообразовательные процессы в ее популяциях. Связано это, очевидно, с тем, что бор находится на климатической границе ареала сосны.

В бору отчетливо выделяются два экотипа: солончаковая сосна, растущая близ соров на засоленных почвах, и сосна боровых песков. Морфологические особенности солончаковой сосны изучены для бора Наурзум-Карагая И. А. Крупениковым (1953). В этом же бору полиморфизм сосны обыкновенной на боровых песках кратко охарактеризован Б. Б. Гореловым (1938). Морфологическая изменчивость сосны нагорных островных боров Северного Казахстана описана также С. А. Петровым (1960, 1961).

В бору Аман-Карагай нами выделены следующие формы сосны.

I. По форме кроны: 1) f. *effusa* — ширококронная сосна с развесистой кроной и грубыми сучьями, встречается часто по периферии бора; 2) f. *columnaris* — узкокронная сосна с тонкими сучьями, довольно обычна в насаждениях; 3) f. *pyramidalis* — сосна с пирамидальной кроной и тонкими сучьями, встречается спорадически; 4) f. *compressa* — сосна со сжатой узкоконусовидной кроной и тонкими сучьями, встречается редко. В виде отдельных групп зарегистрирована лишь в бору Терсек-Карагай.

II. По окраске зрелых женских шишек: 1) форма с шишками светло-коричневого цвета, наиболее распространена; 2) форма с шишками темно-бурого цвета, встречается единично.

III. По длине хвои: 1) f. *longifolia* — сосна длиннохвойная, с длиной хвои до 8 см, в популяциях встречается редко; 2) сосна короткохвойная, с длиной хвои до 4 см, в насаждениях преобладает.

IV. По цвету молодых пыльниковых колосков; f. *erythantera* — форма с колосками карминово-красного цвета, в популяциях до 15%; указана Гореловым (1938) для Наурзум-Карагая и Петровым (1961) для нагорных островных боров Казахстанского мелкосопочника. Встречена нами в борах Терсек-Карагай и Ара-Карагай, а также в березняках Сыпсын-Агашской ложбины; 2) f. *flavellantera* — форма с колосками светло-желтого цвета, в популяциях довольно обычна; 3) f. *chlorantera* — форма с колосками зеленого цвета, в бору наиболее распространена.

V. По окраске семян: 1) var. *melanosperma* — сосна черносемянная, встречается редко; 2) var. *phoeosperma* — сосна коричневосемянная, в бору обычна; 3) var. *baliosperma* — сосна пятнистосемянная, представлена единично.

VI. По окраске коры: 1) форма с корой светло-оранжевого цвета в верхней части ствола, в популяциях преобладает; 2) форма с корой красновато-бурого цвета в верхней части ствола, встречается спорадически.

Кроме сосны в западинах между дюн и по окраине бора встречаются *Betula pendula*, *B. alba*, *Populus tremula*, нередко формирующие также чистые насаждения.

Осинники чистые встречаются по периферии бора и по склонам невысоких дюн. Они мертвопокровные или сильно остепненные — злаково-травяные. В их подлеске заросли *Amygdalus nana* с примесью *Cerasus fruticosa* и *Spiraea crenata*. По мнению Т. И. Исаченко и Е. И. Рачков-

ской (1961) и В. М. Глазырина (1968), такие осиновые леса представляют собой одну из первых стадий заселения степей лесом. Подобные осинники Tremuletum amygdalosum описаны в леске Бит-Агач Наурзумского заповедника Гореловым (1938 : 243), который рассматривает их как временный тип — Pinetum amygdalosum.

Осиново-березовые леса с подлеском из *Crataegus altaica*, *Viburnum opulus* и кустарниковых ив (*Salix caprea*, *S. cinerea*, *S. pentandra*) приурочены к более влажным супесчаным и суглинистым почвам понижений западин. В их травяном ярусе преобладает *Rubus saxatilis*, обычны *Carex canescens*, *Equisetum hiemale*, *Filipendula ulmaria*, *Stachys palustris* и другие бореальные болотно-лесные виды.

Березовые леса представлены главным образом коренными насаждениями. Для них характерны преимущественно влажные и богатые гумусом почвы приозерных котловин. В сложении древостоев, кроме *Betula pendula* и *B. alba*, некоторое участие принимает *B. kirghisorum*, а местами *Alnus glutinosa* (у оз. Кушмурун). В подлеске довольно обычны *Crataegus sanguinea*, *Padus racemosa*, *Ribes nigrum*, *Viburnum opulus*. В травяном ярусе доминируют *Dryopteris thelypteris*, *Equisetum sylvaticum*, *Rubus saxatilis*; в отдельных участках — *Platanthera bifolia*. Здесь же с обилием sp.-sol. встречаются *Epipactis palustris*, *Fragaria viridis*, *Geum rivale*, *Gratiola officinalis*, *Malaxis monophyllos*, *Orchis latifolia*. Небольшими синузиями распространена *Pyrola virescens*, среди которых встречаются единичные особи *Moneses uniflora*, найденные близ с. Семиозерного в кв. 121 Калининского лесничества Семиозерного лесхоза (для территории Кустанайской области приводится впервые).

В описываемом бору сосна распространена на всех формах рельефа, встречаясь как по склонам и вершинам дюн и барханов 3—7 м высоты, так и на равнинных участках и в междюнных западинах. В кустарниковом ярусе сосновых насаждений единичны *Cotoneaster melanocarpa*, *Cytisus ruthenicus*, *Rosa acicularis*; спорадически встречаются *Cerasus fruticosa*, спиреи (*Spiraea crenata*, *S. hypericifolia*) и бобовник (*Amygdalus nana*). По периферии бора и по прогалинам вишня и спиреи нередко образуют сплошные заросли.

Специфической особенностью Аман-Карагайского бора является насыщенность травяного яруса растениями окружающих степей. Однако травяной покров не задерняет почвы, сильно разрежен и сложен небольшим числом видов. В его составе присутствуют типичные степные и боровые псаммофиты: *Carex supina*, *C. ericetorum*, *Stipa pennata*, *Koeleria glauca* и др. Основное же ядро бореальной флоры образуют *Fragaria viridis*, *Hypopitys monotropa*, *Solidago virgaurea*, *Rubus saxatilis* и кустистые лишайники — *Cladonia alpestris*, *C. rangiferina* и *C. sylvatica*. Что касается грушанок (*Chimaphila umbellata*, *Ramischia secunda*), приводимых А. В. Калининой (1961) для всех островных боров Кустанайской области, то последние в бору Аман-Карагай отсутствуют. Эти виды, относимые А. А. Корчагиным (1946) к тропобореальным, южнее Боровского соснового леса не встречаются (Пугачев и Масюкова, 1969).

Под пологом сосновых древостоев возобновление сосны вполне удовлетворительное. Оптимальной для успешного возобновления сосны является полнота 0.5—0.6, при которой на площади в 1 га насчитывается до 10 тысяч сосенок в возрасте 5—15 лет. С уменьшением полноты насаждений подрост становится редким и появляются признаки его сильного угнетения подлеском и травяным покровом. При увеличении полноты благонадежный подрост сосны концентрируется в «окнах».

В бору наряду с одновозрастными спелыми и приспевающими насаждениями представлены разновозрастные древостои из перестойных, приспевающих и молодых деревьев. Преобладающий бонитет сосны II, березы и осины III—IV.

Мы согласны с И. Д. Юркевичем и В. С. Гельтманом, что понятие «тип леса» должно охватывать ряд ассоциаций, различающихся по примесям других пород к основному эдификатору древесного яруса, а также по

сочетаниям и обилию видов в подросте, подлеске или в напочвенном растительном покрове; все эти различия обусловлены некоторыми вариациями в богатстве и влажности почвы (которые присущи данному типу леса), но не выходят за пределы свойственной ему однородности (Юркевич и Гельтман, 1970 : 38). Естественно, что в пределах формации такие ассоциации (учитывая ход роста древостоев) в ряде случаев будут соответствовать насаждениям различных возрастных стадий того или иного типа леса по Б. П. Колесникову (1958).

В настоящей статье мы даем только описание ассоциаций сосновых лесов Аман-Карагайского бора (анализ динамики смен и прироста древостоев сосны составит предмет специальной работы).

Ниже приведены краткие фитоценологические описания сосновых насаждений Аман-Карагайского бора. Мы выделяем три группы ассоциаций, образующие ряд по увеличению влажности почво-грунтов: Substepposa, Composita и Herbosa (пристепные, сложные и травяные типы сосняков).

Группа Pineta substepposa имеет значительное распространение; в ее составе сосняки — сухой злаковый, злаково-лишайниковый и злаково-осочковый.

Pinetum stiposo-festucosum приурочен к вершинам всхолмлений и к пологим склонам невысоких дюн; занимает сухие слабооподзоленные песчаные почвы. Грунтовые воды залегают на глубине 5—10 м. Характерная особенность насаждений этого сосняка — редкий остепненный травостой под пологом древесного яруса, а местами резко выраженный мертвый покров из опавшей хвои, веток и старых сосновых шишек, составляющих сплошной слой рыхлой и сухой подстилки.

Древостой одноярусный из сосны; на гарях и по вершинам всхолмлений изредка встречаются куртинки низкорослой корявой осины. Сомкнутость крон неравномерная и колеблется от 0.5 до 0.7; в среднем 0.6. Высота деревьев сосны 16—18 м, диаметр 18—25 см, бонитет III—IV, реже V. Кроме того, в составе насаждений встречаются одиночные сосны «семенники», достигающие 25 м высоты и более 50 см диаметра.

Возобновление удовлетворительное, благонадежное (до 5—6 тыс. экземпляров на 1 га), приурочено к понижениям и склонам северной экспозиции. Подлесок редкий, состоит из одиночных кустов спиреи (городчатой и зверобоелистной), кизильника черноплодного и шиповника иглистого; кое-где встречаются единичные экземпляры эфедры *Ephedra equisetina*.

Травяной покров развит слабо, занимает до 0.4 поверхности почвы. В травостое представлен ряд видов в следующем обилии: sp. — *Arenaria stenophylla*, *Carex supina*, *C. ericetorum*, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca ovina*, *Koeleria glauca*, *Stipa pennata*; sol. — *Antennaria dioica*, *Peucedanum lubimenkoanum*, *Pulsatilla patens*, *Solidago virgaurea*, *Thalictrum minus*. Мохово-лишайниковый ярус отсутствует; лишь единично встречаются синузии *Cladonia sylvatica*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*.

Подобный же сосновый лес для Наурзумского заповедника описан Гореловым (1938). Н. А. Коноваловым (1956) и Ф. А. Соловьевым (1960) такой сосняк также отнесен к сухим сосновым борам. Под этим же названием сосновый лес описан Г. Г. Павловой (1963) в южной части Кулундинской ленты лесов. Этот лес близок к сосняку сухому злаковому, описанному Р. С. Зубаревой (1960).

Pinetum graminoso-cladinosum встречается небольшими участками по возвышениям сглаженных дюн среди фрагментов сосняка сухого злакового в Новоненженском лесничестве Семиозерного лесхоза. Он занимает довольно сухие, подзолистые, светлосерые песчаные почвы.

Древостой чистый, из сосны в возрасте 90—120 лет. При сомкнутости крон 0.5—0.6 средняя высота стволов 20 м, средний диаметр 25 см, бонитет III. Подрост редкий, приурочен к прогалинам и освещенным местам в древостое.

Подлесок, за исключением единичных кустов ракитника *Cytisus ruthenicus*, почти отсутствует. Травостой редкий, аналогичный травостою

в сосняке сухом злаковом, но представлен значительно большим количеством видов. В его составе обнаружены: *Antennaria dioica* (sp.), *Arenaria stenophylla* (sol.), *Artemisia pontica* (sol.), *Calamagrostis epigeios* (sp.), *Carex supina* ($sp._2$), *Centaurea sibirica* (sol.), *Crepis tectorum* (sol.), *Dianthus versicolor* (sol.), *Elisanthe viscosa* (sol.), *Festuca pratensis* (sol.), *Equisetum pratense* (sol.), *Filipendula hexapetala* (sol.), *Galium ruthenicum* (sol.), *Gypsophila paniculata* (sol.), *Hieracium umbellatum* (sol.), *Inula salicina* (sol.), *Koeleria glauca* (sp.), *Potentilla recta* (sol.), *Pulsatilla patens* (sol.), *Solidago virgaurea* (sp.), *Stipa pennata* (sol.), *Tanacetum vulgare* (sol.), *Trifolium lupinaster* (sol.), *Veronica prostrata* (sp.), *V. incana* (sol.).

В мохово-лишайниковом покрове преобладает *Cladonia sylvatica*; менее обильна *C. rangiferina* и редко встречается *C. alpestris*. В небольшом обилии встречаются мхи: *Dicranum congestum*, *Pleurozium schreberi*.

По флористическому составу сосняк злаково-лишайниковый близок к Чумышскому сосняку лишайниковому, описанному Горчаковским (1949), и к борам-беломошникам, описанным Н. А. Коноваловым (1956) и Ф. А. Соловьевым (1960); очевидно, он является их обедненным, географическим замещающим вариантом.

Pinetum graminoso-caricosum занимает равнинные и слабо всхомленные формы рельефа; он контактирует со степными растительными формациями. Почвы песчаные, свежие, интенсивно окрашенные гумусом, слабо оподзоленные; грунтовые воды на глубине 3—5 м.

Древостой сосновый с небольшой примесью *Betula pendula*, разновозрастный (10С, ед. Б). Сомкнутость крон 0.6—0.8, реже 0.9. Старшее поколение сосны имеет возраст 80—100 лет, высоту 22—25 м, диаметр стволов 30—40 см; второе поколение 45—50-летнего возраста, 18—19 м высоты и 22—24 см в диаметре. Бонитет насаждений II—III у первого поколения и I—II у второго. На стволах часты подсушины от действия низовых пожаров.

Возобновление удовлетворительное, более благонадежный подрост в «окнах» (до 10 тыс. деревьев на 1 га); в составе его на гарях отдельные деревья березы и осины. Подлесок почти не выражен; единичны экземпляры *Rosa acicularis*, *Cerasus fruticosa*, *Spiraea crenata*.

Травяной покров разрежен, покрытие почвы не превышает 0.6. Преобладает *Carex supina* ($cop._1$—$cop._3$); в меньшем обилии представлены *Calamagrostis epigeios* ($sp._{1-2}$), *Festuca ovina* (sol.—sp.), *Koeleria glauca* ($sp._{1-2}$), *Stipa pennata* (sol.). Из разнотравья встречаются в обилии sp. — *Arenaria stenophylla*, *Dactylis glomerata*, *Dianthus acicularis*, *Fragaria viridis*; в обилии sol. — *Antennaria dioica*, *Asparagus polyphyllus*, *Centaurea sibirica*, *Filipendula hexapetala*, *Galium verum*, *Glycyrrhiza uralensis*, *Helichrysum arenarium*, *Inula helenium*, *Solidago virgaurea*, *Hypopitys monotropa*.

Мохово-лишайниковый покров почти отсутствует; единичны синузии кустистых лишайников *Cladonia* и зеленых мхов — *Dicranum congestum*, *D. scoparium*, *Pleurozium schreberi*.

Сосняк злаково-осочковый встречается наиболее часто и занимает до 50% лесопокрытой площади Аман-Карагайского бора. Он соответствует сосняку травяно-осоковому, выделенному Соловьевым (1960) в сосновых борах Притоболья.

Группа **Pineta composita** представлена лишь сосняком с подлеском из вишни степной и спиреи; доминирует спирея городчатая.

Pinetum ceraso-spirosum занимает такие же местоположения, как и сосняк злаково-осочковый, но в отличие от него встречается небольшими участками по северным и северо-западным опушкам бора. Почвы под лесом песчаные и супесчаные, дерново-подзолистые с хорошо выраженным гумусовым горизонтом мощностью до 10 см, свежие.

Древостой чисто сосновый, разновозрастный, 45—75 лет; сомкнутость крон 0.3—0.6; в среднем 0.5, бонитет III. Преобладают деревья 16—17 м высоты, 22—24 см в диаметре, 55—65-летнего возраста. В связи с разре-

женностью насаждений для сосны довольно обычны развесистая крона и плохая очищенность от сучьев. Подрост редкий, разновозрастный; приурочен к «окнам» среди кустарников.

Подлесок (с сомкнутостью полога 0.5—0.7) состоит из *Cerasus fruticosa* (cop.) и *Spiraea crenata* (cop.). В его состав также входят *Amygdalus nana* (sp.—$cop._1$), *Cytisus ruthenicus* (sol.—$sp._1$), *Rosa acicularis* (sol.—$sp._2$), *Crataegus sanguinea* (sol.—$sp._1$), *Spiraea hypericifolia* ($sp._{1-2}$).

Покрытие почвы травяным покровом неравномерное, в среднем 0.5. Травяной покров развит главным образом в просветах кустарникового яруса; в нем отмечены *Calamagrostis epigeios* ($sp._{1-2}$), *Carex supina* (sp.—$cop._1$), *Achillea millefolium* (sol.—sp.), *Orobus canescens* (sol.—sp.), *Adonis volgensis* (sol.—sp.), *Pulsatilla patens* ($sp._{1-2}$), *Agropyron desertorum* (sol.—sp.), *Polygala comosa* (sol.—sp.), *Arenaria stenophylla* ($sp._{1-2}$), *Artemisia marschalliana* (sol.—sp.), *Libanotis intermedia* (sol.—sp.), *Zerna inermis* ($sp._{1-3}$), *Festuca ovina* (sol.—sp.), *Koeleria glauca* ($sp._{1-2}$), *Stipa pennata* (sol.).

В напочвенном покрове единичны подушки зеленых мхов — *Polytrichum commune*, *P. strictum*, *Pleurozium schreberi.*

Вероятным предшественником описанной ассоциации является сосняк злаково-осочковый, подвергшийся в прошлом действию низовых пожаров и влиянию выборочных рубок. Об этом свидетельствуют пни давних порубок и глубокие ожоги старых сосен. Очевидно, эти же причины обусловили разновозрастность древостоев в насаждениях рассматриваемого сосняка.

Из группы **Pineta herbosa** встречаются две ассоциации — сосняк травяной и сосняк разнотравно-вейниковый.

Pinetum herbosum широко распространен в Аман-Карагайском бору; развивается на плоских понижениях надлуговых и приозерных террас, также подвергшихся влиянию огня. Почвы свежие, хорошо гумусированные, песчаные. Грунтовые воды на глубине 2—4 м.

Древостой сосновый с участием *Betula pendula* и *Populus tremula* (9С1Б, ед. Ос; 8С2Б, ед. Ос). Сомкнутость крон в пределах 0.5—0.8. В насаждениях преобладает сосна в возрасте 70 лет со средним диаметром стволов 32 см и средней высотой 22 м; бонитет I—II; возраст березы и осины 30—40 лет, средняя высота 15 м, средний диаметр 20 см, производительность II—III бонитеты. На стволах сосны следы низовых пожаров; характерны ветровалы.

Возобновление сосны удовлетворительное, подрост неравномерный, с примесью березы и осины, приурочен к освещенным местам.

Подлесок не выражен, состоит из единичных экземпляров *Rhamnus cathartica*, *Ribes nigrum*, *Rosa acicularis*, *Spiraea crenata*; исключение составляет *Salix sibirica*, образующая местами заросли с сомнутостью полога 0.5.

Травяной покров густой, со степенью покрытия почвы до 0.8. Наиболее обычны *Calamagrostis epigeios* (sol.—$sp._{1-2}$), *Carex praecox* ($sp._{1-2}$); зарегистрированы с отметкой sp. — *Allium angulosum*, *Artemisia vulgaris*, *Aster angustissima*, *Campanula patula*, *Fragaria viridis*, *Galium boreale*, *Glycyrrhiza uralensis*, *Gypsophila paniculata*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*; sol. — *Artemisia pontica*, *Astragalus arenarius*, *Centaurea sibirica*, *Dianthus superbus*, *Ephedra monosperma*, *Equisetum hiemale*, *Euphorbia virgata*, *Festuca ovina*, *Gentiana pneumonanthe*, *Hierochloë odorata*, *Inula salicina*, *Sanguisorba officinalis*, *Koeleria glauca*, *Medicago falcata*, *Sedum purpureum*, *Scabiosa isetensis*, *Stipa pennata*, *Veronica spicata*, *Vicia cracca*, *Viola hirta.*

Мохово-лишайниковый покров отсутствует, за исключением единичных подушек *Cladonia sylvatica*, *Bryum* sp., *Pleurozium schreberi.*

Pinetum herboso-calamagrostidosum имеет незначительное распространение, занимает углубления между дюнами; часто граничит с болотами и степными участками. Почвы песчаные и супесчаные, свежие до влажных, дерново-подзолистые с гумусовым горизонтом мощностью 15—20 см; грун-

товые воды на глубине 2—3 м. Существенное отличие этого сосняка от предыдущих ассоциаций в том, что насаждения здесь преимущественно смешанные — сосново-березовые.

Древостой двухъярусный (6С4Б, ед. Ос.). Сомкнутость крон 0.6—0.8. Первый ярус из чистой сосны в возрасте 70 лет, высотой 20 м и средним диаметром стволов 25 см; во втором ярусе береза и осина 30—35 лет, их средняя высота 12 м, средний диаметр 18 см. Бонитет II и III у первого яруса, III—IV у второго.

Подрост сосны (5—20-летнего возраста, максимальная высота 1.2 м) сильно угнетен, приурочен к «окнам»; встречается подрост березы и осины.

Подлесок редкий и неравномерный из *Rosa cinnamomea* и *Salix cinerea*; в разреженных участках обычна вишня степная.

Напочвенный покров разнотравно-вейниковый, с покрытием до 0.6: выражены подъярусы. В первом подъярусе представлены *Calamagrostis epigeios* ($sp._3$—$cop._1$), *Crepis tectorum* ($sp._{1-2}$), *Equisetum pratense* ($sp._{1-2}$), *Galium verum* (sol.—$sp._1$), *Glycyrrhiza uralensis* (sol.—$sp._1$), *Inula britannica* (sol.), *Libanotis sibirica* (sp.), *Phragmites communis* ($sp._{1-2}$), *Rhinanthus major* (sol.), *Solidago virgaurea* (sol.—$sp._1$), *Zerna inermis* (sol.—sp.), *Elytrigia repens* (sol.), *Adenophora liliifolia* (sol.), *Aster tripolium* (sol.), *Centaurea scabiosa* (sol.), *Heracleum sibiricum* (sol.—$sp._1$), *Sanguisorba officinalis* (sp.), *Tragopogon brevirostris* (sol.), *Turritis glabra* (sol.), *Tanacetum vulgare* (sol.—sp.), *Veronica longifolia* (sol.); второй ярус сложен *Carex praecox* ($sp._{1-2}$), *Festuca ovina* (sol.), *Poa pratensis* (sol.—sp.), *Rubus saxatilis* (sol.—sp.), *Potentilla erecta* (sol.), *Asparagus officinalis* (sp.), *Agrostis canina*, *Equisetum hiemale*, *Galium boreale*, *Pulsatilla patens*, *Elisanthe viscosa*, *Stellaria graminea*, *Trifolium lupinaster*, *Veronica spuria*, *Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis* (sol.).

Из изложенного видно, что производительность сосновых насаждений в Аман-Карагайском бору различна. Как показано в сводной таблице, наиболее высокую производительность имеют сосняки травяные (травяной и разнотравно-вейниковый), относящиеся к I—II классам бонитета. Бонитет II класса у сосняка злаково-осочкового. Производительность остальных сосняков снижена до III бонитета.

Таксационные показатели типичных древостоев сосновых насаждений Аман-Карагайского бора

Ассоциации	Номер пробной площади	Состав	Возраст (лет)	Число стволов на 1 га	Средняя высота (в м)	Средний диаметр (в см)	Сомкнутость крон	Бонитет
Сосняк сухой злаковый . . .	5	10С	70	608	18	23	0.6	III
Сосняк злаково-лишайниковый	17	10С	90	823	20	25	0.5	III
Сосняк злаково-осочковый	1	10С+Б	100	308	25	40	0.6	II
Сосняк вишняково-спирейный	21	10С	75	355	17	24	0.5	III
Сосняк травяной	7	8С+2Б	70	368	22	32	0.5	I
Сосняк разнотравно-вейниковый	9	6С+4Б	70	320	20	25	0.7	II

Примечание. Размер пробной площади 0.25 га.

Наибольшее экономическое значение имеют злаково-осочковый и сухой злаковый сосняки, занимающие значительные площади в бору. Несколько меньше значение травяного и разнотравно-вейникового сосняков, еще меньше сосняка вишняково-спирейного. Весьма незначительна роль сосняка злаково-лишайникового.

Наряду с типичными степными растениями в составе флоры Аман-Карагайского бора имеются бореальные элементы — *Betula pendula*, *B. alba*, *Crataegus sanguinea*, *Padus racemosa*, *Ribes nigrum*, *Rosa acicularis*. Особый интерес представляет участие в нижнем ярусе растительности группы лесных видов (*Adenophora liliifolia*, *Equisetum sylvaticum*, *Fragaria viridis*, *Galium boreale*, *Heracleum sibiricum*, *Rubus saxatilis*, *Solidago virgaurea*), болотно-луговых (*Caltha palustris*, *Epipactis palustris*, *Geum rivale*, *Gratiola officinalis*, *Malaxis monophyllos*, *Platanthera bifolia*, *Orchis latifolia*, *O. umbrosa*, *Stachys palustris*) и других бореальных элементов. Эту группу растений дополняют виды, которые могут рассматриваться как таежные. К ним относятся *Pyrola virescens*, *Moneses uniflora*, *Hypopitys monotropa*.

Распространение этих растений, не соответствующих современным физико-географическим условиям района, связано в Аман-Карагае преимущественно с березовыми лесами приозерных котловин, представляющих убежища бореальной флоры. В связи с этим естественно допустить, что Аман-Карагайский бор с его комплексом бореальных видов возник в более влажных и холодных климатических условиях, чем современные. Как свидетельствуют палинологические данные Р. А. Зиновой и Р. А. Терещенко (1969), похолодание климата на северо-западе Центрального Казахстана в плиоцене (в особенности, в акчагыле) способствовало широкому распространению хвойных лесов, в которых преобладала сосна, встречались ель и пихта; лиственные породы были представлены березой, лещиной, дубом, ольхой. Последующая аридизация климата, по-видимому, привела к сокращению площади лесов и распространению степной растительности. Однако, как указывают А. А. Бобоедова (1966) и М. Н. Клапчук (1968), в среднем плейстоцене сосновые и березово-сосновые леса еще произрастали даже на юге Тургая.

Несомненно, в прошлом Аман-Карагайский бор входил в единый лесной массив (включавший Наурзумский и Ара-Карагайский боры). Очевидно, в послеледниковое время (с усилением аридизации климата) произошел разрыв этой лесной ленты на островные сосновые леса, которые подвергались остепнению. При этом степные виды, встречающиеся в насаждениях Аман-Карагайского бора, стали господствующими главным образом в современный период в связи с интенсивной хозяйственной деятельностью человека.

Аман-Карагайский бор обращает на себя внимание прежде всего как древний памятник природы, сохранившийся до наших дней в условиях сухих казахстанских степей. Вместе с тем он представляет интерес в лесоводственном отношении, являясь пунктом проведения селекционных работ с древесными породами. По производительности насаждений, а также по набору редких в ботаникогеографическом отношении видов растений Аман-Карагайский бор представляет собой своеобразный эталонный лесной массив, характеризующий как далекое прошлое, так и современное состояние естественных лесных насаждений Кустанайской области.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов В. И. (1927). Растительность черноземной полосы Западной Сибири. Зап. Сиб. отд. ГГО, 39, 3. — Бобоедова А. А. (1966). О происхождении Тургайской ложбины. В кн.: Четвертичный период Сибири. — Вернандер Т. Б. (1938). Растительность степей и островных лесов Наурзумского района Казахстана. Землеведение, 40, 2. — Гаель А. Г. и Н. А. Воронков. (1963). О взаимоотношениях древесной и травянистой растительности в островных борах Казахстана. Научн. докл. Высш. школы сер. Биологические науки, 2. — Глазырин В. М. (1968). Лесоводственная роль осины в степных борах Казахстана. Тр. Казахск. с.-х. инст., II. — Горелов Б. Б. (1938). Материалы к изучению растительности Наурзумского бора. Тр. Наурзумск. гос. заповедн., 1. — Горчаковский П. Л. (1949). Сосновые леса Приобья как зональное географическое явление. Бот. журн., 34, 5. — Грибанов Л. Н. (1965). Сосновые леса Казахстана и биологические основы хозяйства в них. Автореф. докт. диссерт. — Демченко Л. А. (1961). Растительный покров Кустанайской области. Тр. Инст. бот. АН Казахск. ССР, 10. — Зинова Р. А. и Р. А. Терещенко. (1969). К вопросу о палеоклиматических

условиях формирования битекейских слоев Центрального Казахстана. Тез. докл. Научно-техн. конф. Министерства геолог. Казахск. ССР. — Зубарева Р. С. (1960). Лесная растительность Припышминских боров Зауралья. Тр. Инст. биолог. УФАН СССР, 19. — Исаченко Т. И. и Е. И. Рачковская. (1961). Основные зональные типы степей Северного Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III., 13. — Калинина А. В. (1961). Физико-географические условия Северного Казахстана. Тр. БИН АН СССР, сер. III., 13. — Клапчук М. Н. (1968). Из истории климата, флоры и растительности Центрального Казахстана в нижнем и среднем плейстоцене. Тез. докл. научн. конф. Министерства геолог. Казахск. ССР. — Колесников Б. П. (1958). О генетической классификации типов леса и задачах лесной типологии в восточных районах СССР. Изв. СО АН СССР, 4. — Коновалов Н. А. (1956). Очерк лесной растительности долин рек Тобола и Миаса в пределах Курганской области. В сб.: Рационализаторские предложения и обмен опытом на предприятиях лесн. пром. и лесн. хоз. — Корчагин А. А. (1946). Генетическая классификация типов леса и некоторые ближайшие задачи ее совершенствования. Изв. СО АН СССР, 4. — Крашенинников И. М. (1924). Растительный покров Киргизской республики. Тр. Общ. изучения Киргизск. края, 6. — Крупеников И. А. (1953). Условия произрастания сосны на засоленных почвах островных лесов Северо-Западного Казахстана. Уч. зап. Кишиневск. гос. унив., 8. — Левицкий С. С. (1938). Материалы к изучению флоры и растительности Наурзумского бора. Тр. Наурзумск. гос. заповедн., 1. — Павлов Н. В. (1925). Островные леса Тургайской области и некоторые вопросы их биологии. Изв. Главн. ботан. сада АН СССР, 24. — Павлов Н. В. (1926). Ботанико-географический очерк северо-восточной части Тургайской области. Журн. Русск. бот. общ., 2. — Павлова Г. Г. (1963). Сосновые леса в лесостепной и степной зонах Приобья. В кн.: Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири. — Петров С. А. (1960). Формы сосны обыкновенной островных боров Казахского мелкосопочника. В сб. докладов: Лесоводы Казахстана к сорокалетию республики. — Петров С. А. (1961). Сосна островных боров Северного Казахстана Бот. журн., 46, 12. — Пугачев П. Г. (1969). К вопросу о роли сосновых и осиново-березовых лесов в стабилизации зеркальной поверхности озер в пределах Кустанайской области. В сб.: Матер. конф. по охране и рац. использованию живой природы водоемов Казахстана. — Пугачев П. Г. и М. А. Масюкова. (1969). Новые виды растений для флоры Кустанайской области. Бот. журн., 54, 4. — Соловьев Ф. А. (1960). Материалы к типологии островных сосновых лесов Притоболья и южной части Челябинской области. Тр. Инст. биолог. УФАН СССР, 19. — Юркевич И. Д. и В. С. Гельтман. (1970). Соотношение понятий лесная ассоциация и тип леса (в связи с исследованием типов леса). Бот. журн., 55, 1.

Кустанайский педагогический институт. (Получено 20 II 1969).

УДК 581.9 : 582.475.2 (571.6)

Ю. И. Манько и В. П. Ворошилов

О СЕВЕРНОМ ПРЕДЕЛЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ЕЛИ *PICEA AJANENSIS* В МАТЕРИКОВОЙ ЧАСТИ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

С 5 рисунками

J. I. MANKO AND V. P. VOROSHILOV. ON THE NORTHERN BOUNDARIES OF DISTRIBUTION OF FIR-TREE *PICEA AJANESIS* IN THE CONTINENTAL PART OF THE FAR EAST

Указываются северные пределы распространения ели аянской в материковой части Дальнего Востока (хр. Кондер, долина р. Маймакан, истоки р. Малый Маиль, бассейн р. Тукчи). Отмечаются особенности размещения ели в континентальной и прибрежных частях. Делается заключение о высокой жизненности ели и устойчивых фитоценотических позициях ее на северном пределе распространения. Рассматриваются факторы, определяющие ее северную границу (климатические, биологические, вторичные).

Северная граница распространения ели аянской *Picea ajanensis* s. l.[1] в материковой части Дальнего Востока достоверно не установлена. Этим объясняются различия в показе ее в большинстве опубликованных работ (Деревья и кустарники СССР, 1949; Сочава, 1956; Стариков, 1961; Во-

[1] По В.Н. Васильеву (1950), в южной части Охотского побережья и в верховьях бассейна р. Алдан распространена *Picea ajanensis* Fisch.

робьев, 1968; Колесников, 1969, и др.). Северные пределы распространения аянских ельников, отображенные на «Геоботанической карте СССР» масштаба 1 : 4 000 000, не подтверждаются в ряде случаев более поздними исследованиями (Розенберг, 1959).

Наземные лесоустроительные работы в районах, где аянские ельники находятся на северной границе своего распространения, не проводились. Инвентаризация лесов выполнена аэротаксационным методом, дающим достаточно достоверное представление о размещении более крупных участков еловых лесов. Однако по этим материалам невозможно уточнить северную границу распространения аянской ели, так как она и ель сибирская *Picea obovata* Ledeb., также встречающаяся в этих районах, при аэротаксации не разделялись.

В процессе экспедиционных работ, проведенных Биолого-почвенным институтом Дальневосточного научного центра Академии наук СССР на территории Аяно-Майского района Хабаровского края, предпринята попытка установить северные пределы распространения аянской ели.

По климатическим условиям обследованный район четко делится на прибрежную (приморскую) и континентальную части, резко отличающиеся друг от друга по режиму осадков, влажности воздуха, длине безморозного и вегетационного периодов и т. д.

Среднегодовое количество осадков в прибрежной части превышает 900 мм (Аян), тогда как в континентальной оно достигает лишь 446—456 мм (Нелькан, Батомга). Различия сохраняются и в количестве осадков за период май—июль; на побережье их выпадет в 1.5—2 раза больше. Средняя месячная относительная влажность воздуха в 13 часов в мае—июне в континентальной части равна 43—48%, тогда как на побережье она не опускается ниже 70%. Дни с относительной влажностью воздуха, равной 30% или менее, для прибрежной части типичны только в мае (1.5 дня), в июне—июле они наблюдаются не ежегодно, а в континентальной части они обычны в течение мая—июля (в мае—9.2, в июне — 7.2, в июле — 2.3).

Континентальная часть района характеризуется наиболее высоким дефицитом влажности воздуха, который в июне—июле составляет 7.2—7.4 мб; по этим показателям она приближается к малолесным территориям Амурской области.

Средняя температура июля в континентальной части достигает 17.1° (Нелькан); на побережье самым теплым месяцем является август, средняя температура которого в Аяне равна 13.2°. По сумме температур выше 10° наиболее теплообеспеченной является континентальная часть (1000—1392° — в зависимости от высоты над уровнем моря и некоторых других факторов); на побережье этот показатель не превышает 920°. Однако континентальная часть характеризуется коротким безморозным периодом (62—69 дней) и очень высокой амплитудой абсолютных температур, достигающей 93—103° (Нелькан, Батомга); на побережье длина безморозного периода составляет 104—110 дней, а амплитуда температур не превышает 75—78°.

К сказанному следует добавить, что вся характеризуемая территория относится к районам распространения многолетней мерзлоты (Тумель, 1946).

Ель аянская распространена в обеих частях района.[1] В континентальной части она встречена только в бассейне левых притоков р. Мая (Маймакан, Аим, Северный Уй). Северная граница распространения ели здесь не образует непрерывной линии. Участки с ее преобладанием изолированы и нередко находятся весьма далеко друг от друга (рис. 1).

Ряд небольших участков аянских ельников обнаружен на кольцеобразном хр. Кондер, где они занимают полосу от 800 до 1000 м над ур. м.

---

[1] Показатели, характеризующие некоторые климатические особенности континентальной части, приведены по данным метеостанций, расположенных севернее современной границы ели.

и выходят на верхнюю границу леса; отдельные экземпляры ели встречаются здесь на высоте 1050—1070 м среди зарослей кедрового стланика с участием ольховника (рис. 2). В пределах этой высотной полосы ельники приурочены преимущественно к участкам с повышенным поверхностно-проточным увлажнением и располагаются вдоль постоянно или периодически действующих водотоков; в ряде случаев соседние с ними древостои, произрастающие в менее увлажненных местообитаниях, уничтожены пожарами, под влиянием которых на некоторых участках произошло снижение верхних границ распространения ельников. Пояс аянских ельников отчетливо выражен на склонах всех экспозиций внутренней части хребта, представляющей собой огромную «чашу» диаметром около 7 км. Однако он разделен на отдельные изолированные массивы горными отрогами, спускающимися внутрь «чаши» хребта; гребни этих отрогов заняты лишайниково-кустарничково-травянистыми группировками, зарослями кедрового стланика и пятнами каменных осыпей.

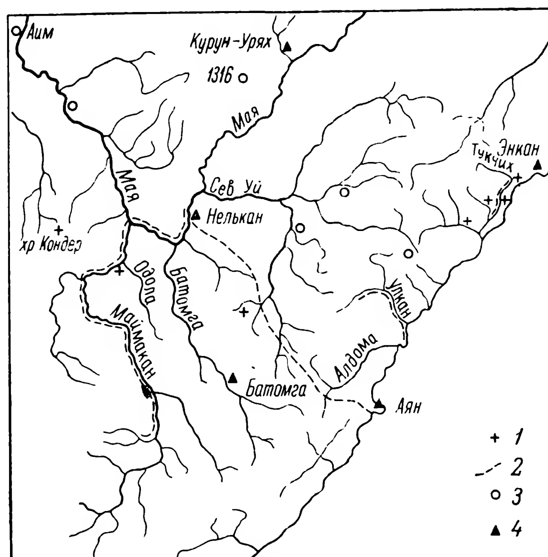


Рис. 1. Схематическая карта размещения северных форпостов *Picea ajanensis* в Аяно-Майском районе Хабаровского края.

1 — местонахождение ели на северном пределе ее распространения; 2 — совершенные маршруты; 3 — пункты, обследованные с помощью вертолета; 4 — метеостанции.

На более низких высотных отметках внутри «чаши» хребта ель аянская не встречается даже единично, что, по-видимому, связано с суровыми климатическими условиями (застой холодного воздуха на дне «чаши», резкие колебания температуры и влажности воздуха), лимитирующими ее распространение. По материалам дешифровки аэрофотоснимков пятна аянских ельников имеются и на внешних склонах хр. Кондер; более крупные пятна отмечены с южной стороны хребта у истоков левых притоков р. Маймакан.

Небольшие участки с преобладанием аянской ели встречены по долине р. Маймакан, где она присутствует также в виде примеси в насаждениях ели сибирской и в составе чозениево-тополевых лесов. Аянская ель произрастает здесь преимущественно на высоких пойменных и переходных террасах; отмечено ее участие и на дренированных коренных террасах.

Участки с ее преобладанием встречаются редко; вблизи северного предела распространения ель обычно представлена в виде примеси в составе долинных лесов. Северная граница распространения ели аянской по долине р. Маймакан проходит несколько выше устья р. Одола (правый приток). На прилегающих к долине р. Маймакан горных склонах растительность сильно пострадала от неоднократных пожаров и среди вторичных лиственничников и белоберезников участие ели аянской не отмечено даже в подросте. Лишь на водоразделе рек Батомга—Маймакан в верхнем поясе гор у одного из истоков р. Малый Дзвикон при обследовании лесов с воздуха отмечена небольшая группа елей.

Несколько маленьких участков с преобладанием ели аянской находятся в районе высоты 1322.0, расположенной в истоках р. Малый Маиль (левый приток р. Челасин, относящейся к бассейну р. Северный Уй). Ельники вытянуты здесь узкими полосами вдоль долин небольших ручьев и окружены расстроенными пожарами древостоями. Нижние пределы распространения ели отмечены на высоте 740 м над ур. м. по границе

с усохшим от пожара сосново-лиственничным древостоем (рис. 3). Верхняя граница ельников снижена пожарами и проходит на высоте 800—850 м над ур. м.

Перечисленными пунктами ограничиваются наши находки ели аянской в континентальной части Аяно-Майского района. Проделанные на этой территории маршруты (рис. 1) позволяют с достаточным основанием считать, что нами установлены здесь северные пределы распространения аянской ели. Севернее этих точек ель аянская замещается елью сибирской, образующей древостои со своим преобладанием по долинам р. Мая и ее притоков (Северный Уй, Батомга и др.). Наиболее крупные участки



Рис. 2. Верхний предел распространения *Picea ajanensis* на внутренних склонах хр. Кондер.



Рис. 3. Нижний предел распространения. *Picea ajanensis* в районе высоты 1322.0.

этих лесов нашли отражение в материлах аэротаксационного обследования.

В прибрежной (приморской) части района северная граница распространения ели аянской, по-видимому, не выходит за пределы бассейна р. Тукчи.[1] Здесь ель аянская образует насаждения со своим преобладанием в долинах рек и на горных склонах. Растительность бассейна р. Тукчи сильно расстроена пожарами, вследствие этого горные ельники имеют ограниченное распространение.

Отдельные небольшие участки их чаще приурочены к южным склонам, хотя ель единично произрастает и на северных склонах среди сфагновых лиственничников и даже сфагновых лиственничных редин, занимая дренированные местообитания (днища ложков, скальные обнажения). Отмечено присутствие ели аянской у верхней границы леса на участках, защищенных от прямого воздействия северных ветров. Значительно лучше сохранились долинные аянские еловые леса, наиболее крупные участки которых встречаются в среднем и нижнем течении р. Тукчи и в нижнем течении р. Этанджа (крупный правый приток р. Тукчи). Ель-

---

[1] В. А. Розенберг (1959), работавший в соседнем севернее расположенном Охотском районе Хабаровского края, не указывает на присутствие аянской ели в пределах территории, для которой им составлена карта растительности.

ники являются здесь одним из заключительных этапов смен долинной растительности; поселение ели аянской нередко происходит на свежих аллювиальных отложениях одновременно с лиственными породами (ивой, чозенией, тополем).

Верхняя граница распространения аянской ели в прибрежной части района проходит на значительно более низких уровнях, чем в континентальной части. По восточному макросклону хр. Джугджур верхняя точка распространения ели отмечена в районе зимовья Распадок (высота над уровнем моря около 650 м) в долине ручья с одноименным названием (правый приток р. Алдома в ее верхнем течении). На хр. Промежуточный в районе перевала Малгин участки ельников встречаются до высоты 430 м над ур. м. На гольце Ландор (окрестности с. Аян) ельники поднимаются по защищенным от ветра участкам до высоты 420—450 м, в то время как на ветробойных участках верхняя граница их значительно снижена. Нижняя граница распространения аянской ели в прибрежной части района спускается к уровню моря. Особенно часто это наблюдается в устьях рек. В качестве примеров можно привести нахождение ели почти на уровне моря в приустьевых частях рек Уйка, Укэй, Тамгуй и др. Роль ели аянской в сложении лесной растительности восточного макросклона хр. Джугджур незначительна. Она чаще всего произрастает здесь по долинам рек и в нижней части горных склонов, нередко по вогнутым элементам рельефа (стоковые ложбины, долины ручьев). В прибрежной части района ель аянская распространена почти повсеместно (ель аянская не обнаружена нами в бассейне р. Улкан), но площади с ее преобладанием невелики. Чаще они приурочены к долинам рек, нередко встречаются по хорошо увлажненным горным склонам, защищенным от прямого воздействия северных ветров; в последних местообитаниях формируются наиболее сомкнутые и производительные леса. Отмеченные в бассейне р. Тукчи небольшие участки горных ельников находятся в местообитаниях (нижние части склонов южной и юго-западной экспозиции), которые по внешним признакам могут быть оценены как сухие. Однако сухость их относительна, ибо они располагаются в полосе устойчивого проникновения влажных морских воздушных масс в виде моросящих туманов и имеют постоянное увлажнение за счет оттаивания мерзлоты. Наиболее крупные участки с преобладанием ели аянской представлены в бассейнах рек Уйка и Тукчи. Значительно более распространены вторичные елово-лиственничные леса, в которых ель аянская восстанавливает свое преобладание.

Как в прибрежной, так и в континентальной части района ель аянская на северном пределе своего распространения образует сомкнутые древостои со своим преобладанием (нередко она господствует); в составе их в зависимости от условий местопроизрастания принимают участие береза *Betula ermanii* s. l., лиственница *Larix dahurica* s. l., тополь *Populus suaveolens* Fisch., чозения *Chosenia macrolepis* (Turcz.) Kom., ель сибирская (обычна для долинных ельников континентальной части района). Ель аянская в составе этих древостоев представлена хорошо развитыми экземплярами, высота которых на горных склонах достигает 30 м, в долинах — 35 м; наиболее толстые стволы имели диаметр на высоте груди 80—85 см (рис. 4). Максимальная продолжительность жизни ели, установленная на модельных деревьях, равна 400—430 годам. Для ели, произрастающей в прибрежной части, очень характерна «коррелятивная» смена осевых побегов, вызванная обломом стволов в процессе старения и разрушения деревьев старшего поколения, навалом снега, а также повреждением верхушечных почек морозом. Нередко встречаются экземпляры с неоднократным обломом ствола (в отдельных случаях диаметр в месте облома достигает 16—25 см) и сменой осевых побегов, которые продолжают расти и плодоносят, что свидетельствует о высокой жизненности ели.

Большинству местообитаний, занимаемых аянскими ельниками, свойственно глубокое промерзание почв в зимний период. Начало вегетации ели происходит в то время, когда мерзлота еще не отступает ниже кор-

необитаемого слоя. Отмечены случаи, когда к середине июля уровень мерзлоты еще располагался в нижней части корнеобитаемого слоя или по границе с ним. Длительное сохранение мерзлоты в почве является одной из причин поверхностного размещения корневых систем ели. Для обеспечения организма влагой и питательными веществами корневая система ели, по-видимому, включается в работу поэтапно. В начале вегетации наиболее интенсивно работают корни, размещенные в поверхностном слое почвы, который отличается сильным увлажнением за счет интенсивного стока влаги по зеркалу мерзлоты. С понижением уровня мерзлоты в процесс обеспечения растения влагой и элементами питания включается ниже расположенная часть корневой системы. Очевидно, благодаря этому сохраняется устойчивость ели в таких местообитаниях.

О высокой пластичности ели, произрастающей вблизи северных границ своего распространения, свидетельствует также ее способность формировать многоярусную корневую систему при погребении оснований стволов аллювиальными наносами за счет образования придаточных корней (рис. 5). Засыпание шейки корня ствола песком на глубину 0.5 м и более сопровождается отмиранием нижней части корневой системы и появлением придаточных корней в верхнем слое песчаных наносов даже у крупных экземпляров.

Естественное возобновление под пологом аянских ельников, находящихся на северном пределе распространения, проходит удовлетворительно; об этом свидетельствует большое количество елового подроста и хорошо выраженная тонкомерная часть древостоя, на которую обычно приходится максимальное количество стволов. Возрастное развитие древостоев, благодаря их разновозрастности, происходит путем постепенной замены старших поколений молодыми. Случаев массового усыхания ельников вблизи северной границы их распространения без вмешательства сильных лесоразрушительных агентов нами не обнаружено.

Высокая жизненность ели аянской, способность образовывать группировки со своим преобладанием у северных границ распространения и успешное естественное возобновление в них свидетельствуют об устойчивых фитоценотических позициях этой породы. В то же время нельзя не отметить избирательное отношение ели к условиям местообитания. В континентальной части района она встречена в верхнем поясе гор вдоль водотоков и на участках с поверхностно-проточным увлажнением; реже произрастает она в долинах крупных рек на увлажненных и хорошо дренированных террасах. Для побережья характерно более широкое распространение ели аянской — она встречается от уровня моря до верхней границы леса и занимает весьма устойчивые позиции на дренированных речных террасах. Но и здесь участки аянских горных ельников чаще приурочены к склонам южной ориентации и отсутствуют на склонах, подверженных прямому воздействию северных ветров.

В рассмотренных случаях размещения ели аянской несомненно проявляются признаки приуроченности ее к более узкому кругу местообитаний, чем в центральной части ареала. Особенно ярко это выражено в континентальной части, где наличие пояса аянских ельников в верхней полосе гор связано прежде всего с конденсацией влаги горными сооружениями. На этот фактор обращает внимание и Л. Н. Тюлина (1962), рассматривая размещение растительности в средней и нижней части бассейна р. Учур. По-видимому, присутствие ели аянской в бассейнах рек Мая, Учур, а также в бассейне Алдана в целом обусловливается устойчивым проникновением сюда влажных тихоокенских воздушных масс и конденсацией влаги горными хребтами.

В числе факторов, ограничивающих распространение ели аянской в континентальной части района, в первую очередь следует назвать низкую влажность воздуха и резкие колебания влажности и температуры в течение вегетационного периода. Фактор теплообеспеченности здесь не играет лимитирующей роли. К такому заключению можно прийти, рассматривая особенности размещения ели на хр. Кондер и на выс. 1322.0,

а также сопоставляя суммы температур выше 10° в континентальной и прибрежной частях района. Кроме того, в континентальной части, согласно данным метеостанций (Курун-Урях, Нелькан), расположенных севернее современной границы ели, число дней со средней суточной температурой выше 5° превышает на 1—2 недели аналогичный показатель для побережья (Аян); период со средней суточной температурой выше 10° в континентальной части также больше на 13—19 дней.



Рис. 4. Крупный ствол *Picea ajanensis* (диаметр на высоте груди 85.3 см) на южном склоне плеча водораздела Тукчи — Охотское море.



Рис. 5. Многоярусная корневая система *Picea ajanensis* (пробная площадь 29; переходная терраса р. Маймакан).

Лимитирующее влияние теплообеспеченности можно проследить на примере распространения ели вдоль Охотского побережья, которое, согласно агроклиматическому районированию СССР (Шашко, 1958), относится к избыточновлажной зоне. При сумме температур выше 10°, равной 866—921° (Аян), ель имеет широкое распространение, а при снижении этого показателя до 820° (Энкан) она уже не встречается в составе растительности, хотя эти пункты имеют одинаковую среднюю температуру воздуха в июле и в августе.

На размещение еловых лесов в прибрежной части района очень большое влияние оказывают зимние северные ветры, отличающиеся высокой скоростью. Их воздействие вызывает снижение верхних границ распространения ели, обусловливает изреженность древостоев и наличие в поясе еловых лесов на ветробойных участках зарослей кедрового стланика, а нередко и горно-тундровых группировок. По-видимому, здесь сказывается не только прямое воздействие ветров, но и связанное с ними ухудшение термальной обстановки. В то же время открытость участков к морю не ведет к столь резкому ухудшению условий существования ели.

Выявить в чистом виде влияние климатических условий на современный ареал ели аянской не представляется возможным. Это связано с тем, что растительность района подвергалась и подвергается сильному воздействию пожаров, следы которых встречаются почти повсеместно (наличие расстроенных огнем древостоев, сухостойных горельников, обгоревших остатков стволов, пожарных подсушин в сомкнутых древостоях, наконец, постоянное присутствие углей в почве). Пожары даже в прибрежной части района оказали столь существенное влияние на растительность, что к настоящему времени целые бассейны заняты преимущественно гарями разных лет (бассейн рек Таймень, Лантарь, значительная часть бассейна р. Немуй).

Современная приуроченность ельников к местообитаниям, характеризующимся повышенным увлажнением, не только следствие биологических особенностей ели аянской, весьма требовательной к влажности воздуха и почв, но и результат систематических воздействий пожаров. Безусловно, в прошлом ель аянская была распространена более широко, но под воздействием пожаров она исчезла из менее увлажненных местообитаний. Местообитания с поверхностно-проточным увлажнением явились для нее своеобразными «резерватами», где она уцелела от пожаров.

Таким образом, современная северная граница распространения ели аянской сформировалась не только под воздействием комплекса физико-географических факторов, но и под систематическим влиянием лесных пожаров. Вполне вероятно, что в результате пожаров ель аянская исчезла из ряда местообитаний, находящихся севернее современной ее границы. Возможно, этим объясняется тот факт, что на современном северном пределе распространения ели отчетливо не наблюдается снижения ее жизненности и ценозообразующей роли, как у *Picea excelsa* (Толмачев, 1962).

Биологические преграды для расселения ели аянской в континентальной и прибрежной частях района практически отсутствуют. Из видов, препятствующих расселению ели, можно назвать лишь кедровый стланик *Pinus pumila* Rgl.; в его сомкнутых зарослях, как правило, не создается благоприятных условий для роста и развития молодых поколений ели. В целом сомкнутые заросли кедрового стланика могут ограничивать распространение ели аянской в верхний пояс гор и в ряд других местообитаний, утраченных ею после пожаров, но они не являются преградой для расселения ее к северу. Лиственница, господствующая на территории района, сосна *Pinus silvestris* L. и другие древесные породы также не являются видами, препятствующими расселению ели. При благоприятных климатических и почвенно-гидрологических условиях ель аянская успешно конкурирует с этими породами даже вблизи северных границ своего распространения (Тюлина, 1962). То же самое происходит и на территории Аяно-Майского района, где ель аянская вытесняет с местообитаний, в прошлом занятых ею и утраченных в результате пожаров, лиственницу и березу каменную. Необходимым условием для этого является наличие источников семян ели. Последними обычно служат участки ельников, а иногда и единичные ели, уцелевшие от пожара в горных долинах и на сильно увлажненных местообитаниях.

Устойчивость ели аянской вблизи северных границ своего распространения к влиянию лесоразрушительных факторов (прежде всего пожаров) значительно ниже, чем на территориях, расположенных ближе к центру современного ареала. Выгорание аянских ельников в верхнем поясе гор и в местообитаниях с фрагментарными почвами, как правило, сопровождается уничтожением почвенного покрова последующей эрозией. Поселение ели (и других пород) даже при наличии источников семян осуществляется в отдельных местах, где имеется мелкозем. Систематическое воздействие пожаров приводит к выпадению ели из состава лесной растительности на обширных территориях. К сожалению, до настоящего времени сохраняется реальная угроза уничтожения огнем небольших изолированных массивов ели аянской вблизи северных границ ее распространения.

В заключение нам хочется выразить благодарность летчикам-наблюдателям Р. С. Кашицу и В. Г. Сероштану, а также начальнику Дальневосточной базы авиационной охраны лесов А. В. Сенину за большую помощь в установлении северных пределов распространения ели аянской.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1950). Дальневосточные ели секции *Omorica* Willkm. Бот. журн., 35, 5. — Воробьев Д. П. (1968). Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока.— Деревья и кустарники СССР. (1949). I. Под ред. С. Я. Соколова. — Колесников Б. П. (1969). Растительность. В кн.: Южная часть Дальнего Востока. — Розенберг В. А. (1959). Краткий очерк растительности Охотского района. В кн.: Биологические ресурсы Дальнего Востока. — Сочава В. Б. (1956). Темнохвойные леса. В кн.: Растительный покров СССР, I. — Справочник по климату СССР. (1968). 25, II, IV. — Стариков Г. Ф. (1961). Леса северной части Хабаровского края (низовья Амура и Охотское побережье). — Толмачев А. И. (1962). Основы учения об ареалах. — Тумель В. Ф. (1946). Карта распространения вечной мерзлоты в СССР. Мерзлотоведение, I, 1. — Тюлина Л. Н. (1962). Лесная растительность средней и нижней части бассейна Учура. — Шашко Д. И. (1958). Агроклиматическое районирование СССР по обеспеченности растений теплом и влагой. Вопросы агроклиматического районирования СССР.

Биолого-почвенный институт
Дальневосточного научного центра
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
г. Владивосток.

(Получено 13 I 1971).

УДК 581.9 : 582.475.2 (47)

А. А. Листов

О СЕВЕРНОЙ ГРАНИЦЕ АРЕАЛА ПИХТЫ *ABIES SIBIRICA* LEDEB. В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

С 1 рисунком

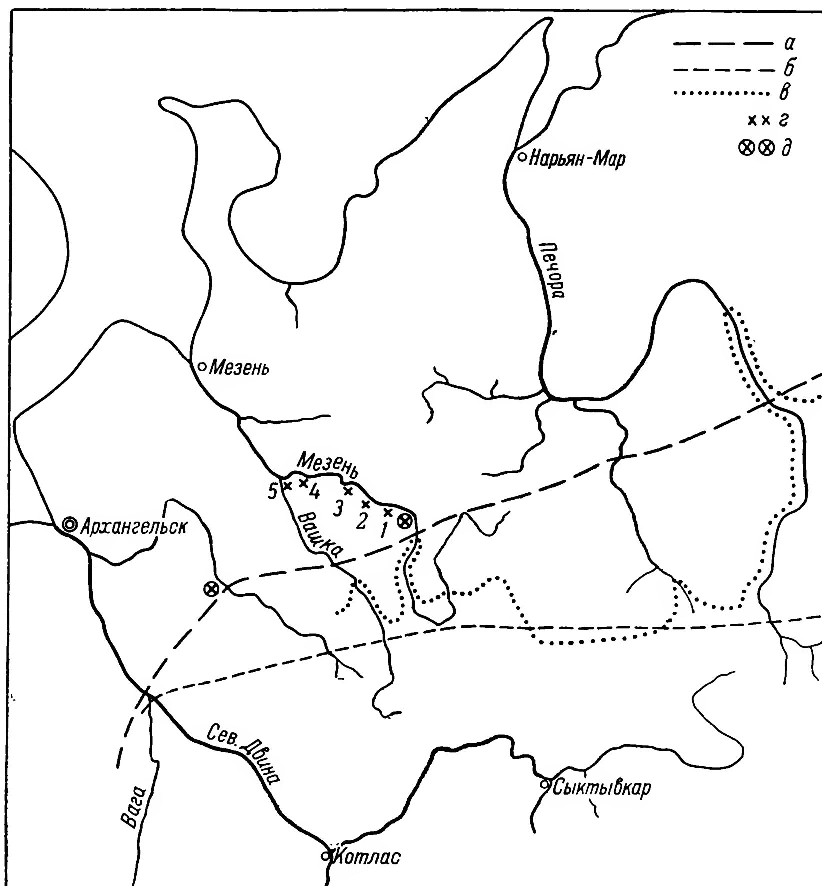
A. A. LISTOV. ON THE NORTHERN BOUNDARY OF SILVER-FIR *ABIES SIBIRICA* LEDEB. AREA IN THE EUROPEAN PART OF THE U. S. S. R.

Abies sibirica Ledeb. является молодым сибирским элементом флоры в лесах Европейского Севера. По сравнению с другими хвойными породами, произрастающими в естественных условиях, пихта здесь значительно меньше продвинулась на север и далеко не достигла своих климатических пределов. В Сибири этот вид благодаря его высокой морозоустойчивости и теневыносливости выходит по р. Енисею за полярный круг.

Северная граница ареала пихты сибирской в европейской части СССР изучена недостаточно. В литературе по этому вопросу имеются противоречивые сведения. В работах В. Н. Сукачева (1938) и О. Г. Каппера (1954) отмечается, что ее северная граница от устья р. Ваги проходит через среднее течение р. Пинеги, верхнее течение р. Мезени и далее уходит к востоку на Урал (см. рисунок), но это описание не было в достаточной мере учтено при составлении карты распространения древесных пород, помещенной в книге В. Н. Сукачева (1938). На этой карте указанная граница проведена севернее, через среднее течение р. Мезени. Позднее в опубликованных учебниках А. П. Шиманюка (1957) и Б. В. Гроздова (1960) эта граница проведена значительно южнее. Указанные авторы отмечают, что северная граница пихты сибирской проходит от р. Ваги на восток, «минуя верховья р. Мезени». Более подробно северная граница ареала пихты сибирской в пределах Коми АССР была изучена Ю. П. Юдиным (1954). Его данные в связи с небольшим тиражом сбор-

ника, в котором они были опубликованы, остались малоизвестными и обычно не используются. Граница, проведенная Юдиным вдоль рек Вашки, Мезени и Печоры, образует узкие, длинные выступы ареала к северу, вниз по течению этих рек, но на приведенной им карте выступ ареала вдоль р. Мезени уменьшен по сравнению с описанным в тексте.

Проведенное нами в 1962—1970 гг. обследование мезенских лесов показало, что на водоразделах и высоких террасах в средней части бассейна



Северная граница ареала пихты сибирской и ее островные местонахождения.

а — граница соответствующая описаниям В. Н. Сукачева и О. Г. Каппера; *б* — граница по Б. В. Гроздову; *в* — граница по Ю. П. Юдину; *г* — островные местонахождения, описанные А. А. Листовым; *д* — островные местонахождения, описанные Ю. П. Юдиным.

р. Мезени насаждения или отдельные деревья пихты не встречаются, но по долине Мезени ее насаждения действительно распространяются на север — до дер. Пысса (64°10′ с. ш.). Следовательно, мезенский выступ ареала имеет протяженность около 200 км. Кроме того, в среднем течении Мезени мы обнаружили и изучили пять островных местонахождений пихты, находящихся далеко за пределами выступа ареала, указанного Ю. П. Юдиным (на расстоянии до 250 км). Четыре островка пихты (см. рисунок) находятся на левом берегу р. Мезени на припойменных террасах, затопляемых во время больших весенних и осенних паводков, а пятый — на большом острове, расположенном при впадении р. Вашки в р. Мезень, который также затопляется весенними и реже осенними водами. Во всех указанных местонахождениях пихта имеет хороший годичный прирост в высоту и в отдельные годы плодоносит. Вблизи приспевающих и спелых деревьев имеется пихтовый подрост. Почвы здесь достаточно увлажненные, аэрируемые, богаты питательными веществами и,

следовательно, весьма благоприятны как для прорастания семян, так и для роста пихты (Сочава, 1930; Корчагин, 1940).

По свидетельству местных жителей, деревья пихты имеются и в нижнем течении р. Мезени, на еще более значительном удалении к северу от границы ее ареала. Весьма вероятно, что в долинах других рек Европейского Севера пихта сибирская также значительно проникает на север от границы ее основного ареала. Об этом свидетельствуют длинные узкие выступы ареала пихты по рекам Вашка, Мезень, и особенно, по Печоре. Печорский выступ, по Ю. П. Юдину, достигает примерно 300 км в длину.

Чем же можно объяснить наличие островных местонахождений пихты сибирской и длинных выступов ее ареала на север по долинам указанных рек? Нами установлено, что никаких работ по искусственному возобновлению пихты здесь никогда не проводилось. Все островные местонахождения имеют естественное происхождение. Разнос семян животными маловероятен, а разлет семян под влиянием ветра у этой породы обычно ограничен радиусом, не превышающим 200 м; поэтому можно предполагать, что продвижение пихты на север обусловлено иными причинами.

Следует учесть, что *Abies sibirica* является сибирским, молодым элементом местной флоры, не достигшим на Европейском Севере климатического предела той области, где возможно ее произрастание.

Изучив расположение и характер обнаруженных нами островных местонахождений пихты сибирской в Мезенском бассейне, а также особенности северной границы ее ареала, мы пришли к выводу, что продвижению пихты на север способствуют реки. Этот вывод подтверждается следующими данными. Во время большого весеннего паводка в 1965 г. нами было обнаружено свежее дерево пихты, смытое и принесенное водой с берегов в верховьях р. Мезени в ее среднее течение. Если бы впоследствии оно оказалось занесенным илом, то в дальнейшем благодаря способности пихты размножаться отводками (Гуман, 1917, и др.) стало бы возможно ее вегетативное возобновление далеко за пределами ареала этого вида. Такой способ продвижения пихты вдоль рек нельзя полностью исключать, однако более вероятный путь ее распространения на север связан с семенным возобновлением. Многие насаждения пихты сибирской в верховьях северных рек находятся около рек и ручьев. Поэтому семена ее, упавшие в русла рек и ручьев, могут уноситься водой и осаждаться на берегах в их нижнем течении. Разлет семян пихты в этих районах растянут и происходит в октябре—феврале. Пролежавшие в снегу, подвергшиеся естественной стратификации семена пихты после набухания в воде могут приобретать повышенную всхожесть. В литературе, повидимому, нет данных о распространении семян пихты водой. Однако известно, что роль рек обсеменении заливных лугов значительна и в числе речного мусора обнаруживаются семена многих растений. Мы не проводили анализ речного мусора, но в лабораторных условиях установили, что плавучесть семян пихты высокая. Семена пихты сибирской не тонут в воде в течение нескольких суток. Это обусловлено наличием у них толстой, маслянистой кожуры и неполностью обламывающейся крылатки при выпадении из шишек. Благодаря этому семена пихты уносятся весенними водами за сотни километров и затем, оседая в благоприятных условиях на берегах рек, дают всходы.

Таким образом, большие выступы ареала пихты вдоль крупных рек Европейского Севера и ее островные местонахождения, обнаруженные нами в пойме р. Мезени, по-видимому, свидетельствуют о происходящем в настоящее время продвижении этой породы на север. Можно полагать, что пихта сибирская как молодой элемент флоры в европейской части СССР значительно увеличивает свой ареал за счет ее северных районов.

Вследствие широко распространенного в народе мнения о целебных свойствах хвои пихты островки ее в Мезенском бассейне уничтожаются. В настоящее время почти целиком уничтожено местонахождение пихты № 5 (см. рисунок). Отмеченные островные местонахождения необходимо взять под охрану.

ЛИТЕРАТУРА

Гроздов Б. В. (1960). Дендрология. — Гуман В. В. (1917). К биологии пихты сибирской. — Каппер О. Г. (1954). Хвойные породы. — Корчагин А. А. (1940). К вопросу о взаимоотношении между елью и пихтой.— Сочава В. Б. (1930). К фитоценологии хвойного леса. — Сукачев В. Н. (1938). Дендрология с основами лесной геоботаники. — Юдин Ю. П. (1954). Темнохвойные леса. В сб.: Производительные силы Коми АССР, III. — Шиманюк А. П. (1957). Биология древесных и кустарниковых пород.

Коми филиал
Академии наук СССР,
лаборатория лесоведения,
г. Сыктывкар.

(Получено 31 III 1970).

УДК 576.16 : 582.734.4 (571.511)

А. И. Толмачев

ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫЙ ВИД ЛАБАЗНИКА *FILIPENDULA PALMATA* (PALL.) MAXIM. В НИЗОВЬЯХ ЕНИСЕЯ

С 1 рисунком

A. I. TOLMATCHEV. THE FAR-EAST SPECIES OF MEADOW-SWEET *FILIPENDULA PALMATA* (PALL.) MAXIM. AT THE LOWER ENISEY

Летом 1969 г. в связи с проведением экспедиционных работ в горной стране к востоку от Енисея мне пришлось провести некоторое время в г. Игарке. Экскурсируя в его окрестностях, большей частью совместно с Л. И. Малышевым, я имел возможность присмотреться к растительности, в частности на участке, непосредственно примыкающем к городу с северо-запада, у выхода Игарской протоки к главному руслу Енисея. Здесь, на слегка наклонной к реке поверхности, развито мелколесье из ольховника, ив и березы с сопутствующими ему зарослями крупнотравья, столь характерными для незатопляемых или слабо и ненадолго затопляемых участков берега.

Характерными компонентами крупнотравья оказались здесь, как и в других подобных местах, *Senecio nemorensis* L., *Cacalia hastata* L., *Aconitum septentrionale* Koelle, *A. czekanowskii* Steinb., *Cirsium helenioides* (L.) Hill, *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. и некоторые другие виды. Наряду с ними, однако, мы встретили в составе смешанных крупнотравных зарослей также *Filipendula palmata* (Pall.) Maxim. (см. рисунок) — вид, близко знакомый мне по Дальнему Востоку. Присутствие этого вида здесь, в низовьях Енисея, где его никто не находил до сих пор, явилось для нас неожиданностью.

Filipendula palmata, как и ряд других компонентов крупнотравья (*Senecio nemorensis, Cacalia hastata* и др.), растет группами, «куртинами», встречаясь в посещавшихся нами местах сразу за окраиной города как обычное растение. Занос ее откуда-либо непосредственно в это место казался маловероятным: на смежных участках берега производятся некоторые разгрузочные операции, в частности выгрузка угля, но не таких грузов, которым мог бы сопутствовать занос семян отдаленного происхождения. Поэтому я склонен был рассматривать присутствие *Filipendula palmata* близ Игарки как природное явление, не связанное с деятельностью человека.

Неуверенность в правильности этого толкования появилась у меня при повторном посещении Игарки летом 1970 г., когда я встретил *Filipendula palmata* в ряде мест на острове за Игарской протокой, где расположен Игарский совхоз. Территория совхоза вообще изобилует заносными растениями. Не говоря об обычнейшем *Ranunculus acris* L. (s. str.!), мас-

сами произрастающем и у окраин Игарки, и на пустырях в черте города,[1] здесь встречаются, главным образом в местах расчисток из-под кустарников, вперемежку с коренными приенисейскими видами некоторые растения заведомо заносные, например *Achillea millefolium* L.; на пустырях массами растут *Artemisia vulgaris* L. и некоторые другие сорные и полусорные растения. Присутствие *Filipendula palmata* в этих условиях несомненно может быть и результатом заноса, который был возможен в связи с завозом в совхоз фуража откуда-либо с юга Восточной Сибири. То, что фуражные грузы за время существования г. Игарки (справившего в 1969 г. свое 40-летие) сюда завозились, сомнений не вызывает, хотя точными данными на этот счет я и не располагаю. Но наиболее веским фактом является сама «обогащенность» флоры окрестностей Игарки, в частности территории совхоза, сорными и полусорными растениями инорайонного происхождения; часть их внедрилась в травостои, в целом сохранившие облик, свойственный травяному ярусу долинных растительных сообществ приенисейского севера.



Filipendula palmata (Pall.) Maxim. на опушке мелколесья у окраины г. Игарки (август 1969 г.).

Приведенные факты в некоторой степени умаляют ботанико-географическое значение нашей находки, ставя под вопрос «естественность» присутствия *Filipendula palmata* в низовьях Енисея. Но, если она окажется здесь действительно заносным растением, натурализация ее в таком отдалении от основного ареала и занятие ею экологических ниш, вполне соответствующих нормам ее «поведения» на Дальнем Востоке, представят, быть может, не меньший интерес, чем обнаружение под Игаркой «естественного» местонахождения дальневосточно-восточносибирского вида. Заметим также, что наши первоначальные находки *F. palmata* на материковом берегу Енисея будут тогда свидетельствовать о спонтанном расселении ее в районе г. Игарки.

ЛИТЕРАТУРА

Сергиевская Е. В. (1968). Монография рода *Filipendula* Mill. Диссерт., ЛГУ. — Юзепчук С. В. (1941). *Rosaceae—Rosoideae*. Флора СССР, X.

Ленинградский государственный университет. (Получено 15 I 1971).

---

[1] *Ranunculus acris* L. был занесен в некоторые пункты низовьев Енисея еще в прошлом столетии и давно здесь натурализовался. В окрестностях Игарки это обычнейший представитель рода.

УДК 56.02 : 581.45 : 582.675.4 (571.63)

А. Г. Аблаев

ОСТАТКИ ИСКОПАЕМЫХ ЛИСТЬЕВ *MENISPERMUM* ИЗ ПРИМОРЬЯ

С 1 табл. рис. и 1 рис.

A. G. ABLAEV. REMNANTS OF FOSSIL LEAVES OF *MENISPERMUM* FROM PRIMORYE TERRITORY

Описывается новый вид *Menispermum krassilovii* из верхнемеловых отложений богопольской свиты Приморья. Листья этого вида отличаются от *M. dauricumoides* Bell из верхнего мела Канады иным характером края и ответвлений главных жилок.

Достоверные находки *Menispermum* в верхнемеловых—раннетретичных отложениях довольно редки. Не исключено, что некоторые листовые отпечатки, относимые к ископаемому роду *Menispermites,* могут принадлежать *Menispermum.* Дальнейшее накопление фактов прольет свет на историю развития и расселение этого интересного рода, представленного в современной флоре двумя видами — *M. canadense* L. и *M. dahuricum* DC. Первый вид в своем распространении ограничен атлантическим побережьем Северной Америки, второй — Дальним Востоком.

Два листовых отпечатка обнаружены нами в слое туффитов богопольской свиты, широко развитой в долине р. Тадуши. Флороносные слои обычно относят к тадушинскому горизонту (Борсук, 1967; Геология СССР, 1969), куда включают также хорошо известные в палеоботанической литературе слои с растениями р. Тахобе (Борсук, 1952). Прежде здесь нам удалось собрать и изучить хвойные (*Cupressinocladus, Sequoia;* Аблаев, 1969а, б), лавровые (*Laurophyllum*; Аблаев, 1968), сережкоцветные (*Alnites*; Аблаев, 1969в). По поводу возраста тадушинских слоев имеются различные мнения, что объясняется своеобразным сочетанием форм палеофлористического комплекса, характерных как для мелового (*Nilssonia*, *Protophyllum*), так и для третичного времени (*Alnus*, *Betula*, *Ulmus*). Мы принимаем поздне-меловой (датский) возраст ископаемого комплекса растений; некоторые исследователи (Борсук, 1967, 1969) считают его датско-палеоценовым или раннепалеоценовым.

MENISPERMUM L.

Menispermum krassilovii Ablajev, sp. n.

Таблица, *1*, *2*, *3*; рисунок (см. вклейку в конце номера).

Вид назван именем палеоботаника В. А. Красилова.

Голотип № 626/15 ДВГИ; Приморский край, правый склон р. Тадуши (карьер) возле с. Устиновки, богопольская свита (верхний мел).

Исследованный материал. Колл. 626, обр. 15, 20.

Диагноз. Листья угловато-округлой формы, щитовидные, лопастные с тремя короткими лопастями равной величины — центральной и двумя латеральными. Жилкование пальчатое. От места прикрепления черешка, расположенного эксцентрически, отходят пять главных жилок: из них верхние три (средняя и две боковые) прямые, направляются в верхушки лопастей; нижние две менее выдающиеся, почти горизонтальные, изогнутые, у края отчетливо дихотомируют. Вторичные жилки немногочисленны, интенсивно разветвлены и образуют серию петель, уменьшающихся к краю пластинки.

Описание материала. Голотип: пластинка угловато-округлой формы, размером 7.6×8.2 см, с тремя лопастями в ее верхней части.

Край волнистый (см. таблицу, *1*, *2*). Место прикрепления черешка, судя по всему, расположено вблизи нижнего края пластинки. Жилкование пальчатое. Особенно четко выделяются три главные жилки — средняя и внутренняя базальная пара, которые направляются в лопасти. Боковые лопасти небольшие, короткие, одинаковые, широкотреугольной формы с за-

кругленными верхушками 5 мм длины и около 14 мм ширины. Угол отхождения жилок 40°. Наружные базальные жилки менее четкие. Жилки у края разветвляются: одна из систем ответвлений непосредственно достигает края пластинки, другая соединяется посредством третичных жилок с наружными ответвлениями внутренней пары базальных жилок; со средней жилкой наружные базальные жилки образуют угол 65—75°. Все ответвления диктиодромны. Число вторичных жилок небольшое: от средней жилки отходят четыре. Расположены они очередно, угол их отхождения примерно равен углу отхождения внутренней пары базальных жилок, которые с наружной стороны ответвляют такое же число жилок, т. е. четыре; с внутренней стороны вторичных жилок вдвое меньше. Вторичные жилки интенсивно ветвятся, образуя крупные многоугольные ячейки. Удается, помимо того, рассмотреть интенсивно разветвленные жилки более высоких порядков. Непосредственно к краю листа от вторичных жилок направляются короткие веточки. Характер жилкования и поведения наружной базальной жилки у края пластинки показан на рисунке.



Menispermum krassilovii, sp. n. Приморский край, бассейн р. Тадуши (верхний мел).

Экз. № 626/15 — характер жилкования в краевой части листа (увел. около 4).

Следующий отпечаток, изображенный на таблице (*3*), представляет нижнюю половину листа. Отчетливо видно место прикрепления черешка вблизи нижнего края щитовидного листа. Помимо главных жилок имеется серия коротких жилок (их мы определяем как инфрабазальные), отходящих ниже наружной пары базальных жилок; они располагаются сближенно, не ветвятся и очень скоро заканчиваются в нижнем крае пластинки.

Сравнение. Наблюдается определенная близость описанного вида с *Menispermum dauricumoides* Bell из сенонской свиты Комокс о. Ванкувер Канады (Bell, 1957). Канадский вид отличается зубчато-лопастным краем; к тому же у него вторичные жилки, число которых меньше по сравнению с приморским видом, направляются непосредственно в край пластинки.

Отчасти обнаруживается сходство нашего вида с *Menispermites trilobatus* Berry из верхнемеловой свиты Тускалуза атлантического побережья США (Berry, 1919). Особенностью североамериканского вида является наличие трех прямолинейных главных жилок вместо пяти у *Menispermum krassilovii*; помимо того, число вторичных жилок у данного вида гораздо больше. Надо заметить, что *Menispermites trilobatus* весьма напоминает описанный раньше тем же исследователем *M. variabilis* Berry из верхнего мела Джорджии США (Berry, 1914). Правда, выполненные Берри рисунки в ряде случаев не совсем ясны.

Наше внимание привлек другой североамериканский вид — *Dombejopsis trivialis* Lesq. (Knowlton, 1922; 163, табл. 13, фиг. 3; табл. 14, фиг. 3). С типовым экземпляром *D. trivialis* из коллекции Лекере, изображенным на табл. 13, фиг. 3, *Menispermum krassilovii* безусловно имеет много общего; первый все же отличается бо́льшим числом лопастей и краебежными ответвлениями базальных жилок.

Замечания. Морфологические признаки приморских отпечатков настолько специфичны, что их принадлежность к сем. *Menispermaceae* очевидна. Более того, они ближе всего стоят к современному роду *Menispermum*. Аналогия выявляется при сопоставлении с произрастающим в Приморье *M. dahuricum* DC. (Воробьев и др., 1966). Пожалуй, единственным отличием ископаемого вида служит меньшее число главных жилок. Заметим, что и канадский ископаемый *M. dauricumoides* Белл также сравнивал с *M. dahuricum*.

Среди ископаемых родов следует упомянуть *Menispermites* (Lesquereux, 1874). Согласно диагнозу, этот орган-род объединяет трехлопастные

цельтатные листья с тремя-пятью пальчато расположенными жилками, заканчивающимися краспедодромно. Описания жилкования высоких порядков не приводится. По мнению Лекере, *Menispermites* проявляет большое сходство с современным *Menispermum canadense* L. Судя по экземплярам типового вида этого рода (Andrews, 1955), известным из верхнемеловой формации Дакота (США), ему присущи крупные листья с выдающейся центральной лопастью и многочисленными, чаще всего выпрямленными вторичными жилками, не свойственные *Menispermum*. Впрочем, под названием *Menispermites* описано сейчас большое число отпечатков настолько различной морфологии, что имеются все основания высказаться о сборном характере рода. Нужен критический анализ всего накопленного материала по *Menispermites*. Между прочим, о необходимости ревизии рода в свое время говорил Холлик (Hollick, 1930). Именно этой неопределенностью рода объясняется выделение Холликом нескольких видов *Menispermites*, весьма далеких от типа рода. *M. hederaeoides* Hollick, *M. communis* Hollick и *M. cordifolius* Hollick слишком фрагментарны для обоснованного включения в *Menispermites*. Систематическая принадлежность отпечатка под названием *M. reniformis* Hollick (цельный и не пельтатный лист) остается для нас неясной, но оставлять его в составе рода *Menispermites*, видимо, нецелесообразно. К списку видов, принадлежность которых к *Menispermites* сомнительна, следует прибавить верхнемеловой сахалинский *M. sachalinensis* Krysht. (Криштофович и Байковская, 1960); он отличается наличием широкотреугольных зубцов по краю и краспедодромным жилкованием главных жилок и их ответвлений. Представляется неточным родовое определение отпечатков из верхнего мела Гренландии (*M. nordenskioldii* [Heer] Seward, 1926) и о. Ванкувера Канады (*M. torosus* Bell, 1957). Оба вида с успехом могут быть сопоставлены с представителями рода *Protophyllum*. Перечень примеров, которые можно было бы продолжить, нам кажется вполне достаточным, чтобы подчеркнуть слишком широкое понимание объема рода *Menispermites*. Ревизия ископаемого рода должна послужить предметом специального исследования. В подготовке к опубликованию данного сообщения большую помощь оказал С. Г. Жилин, которому автор глубоко признателен.

ЛИТЕРАТУРА

Аблаев А. Г. (1968). Находки лавровых в верхнем мелу Приморья. Палеонтолог. журн., 4. — Аблаев А. Г. (1969а). «*Thuja cretacea*» из верхнего мела Приморья. Бот. журн., 54, 9. — Аблаев А. Г. (1969б). Новый вид *Sequoia* из верхнемеловых палеогеновых отложений Приморья. В сб.: Ископаемая фауна и флора Дальнего Востока. — Аблаев А. Г. (1969в). О некоторых представителях *Betulaceae* в Приморье. В кн.: Вопросы ботаники на Дальнем Востоке. — Борсук М. О. (1952). Ископаемая флора верхнемеловых отложений Приморья (р. Тахобе). — Борсук М. О. (1967). Палеогеновые флоры Востока и Северо-Востока СССР. В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. — Борсук М. О. (1969). Обзор изученности кайнозойских флор северо-западной части Тихоокеанской биогеографической области. В кн.: Биостратиграфия, фауна и флора кайнозоя северо-западной части Тихоокеанского подвижного пояса. — Воробьев Д. П., В. Н. Ворошилов. П. Г. Горовой, А. И. Шретер. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. — Геология СССР. (1969). Приморский край, XXXII. — Криштофович А. Н. и Т. Н. Байковская. (1960). Меловая флора Сахалина. — Andrews H. N. (1955). Index of generic names of fossil plants, 1820—1955. U. S. Geol. Surv., Bull. 1013. — Bell W. A. (1957). Flora of the upper cretaceous Nanaimo group, Vancouver island British Columbia. Geol. Surv. Canada, Mem. 293. — Berry E. W. (1914). Upper Cretaceous and eocene floras of South Carolina and Georgia. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 84. — Berry E. W. (1919). Upper Cretaceous floras of the Eastern Gulf region in Tennessee, Mississippi, Alabama and Georgia. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 112. — Hollick A. (1930). The Upper Cretaceous flora of Alaska. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 159. — Knowlton F. H. (1922). The Laramic flora of the Denver Basin. U. S. Geol. Surv. Prof. Paper 130. — Lesquereux L. (1874). Contributions to the fossil flora of the western territories. I. The cretaceous flora. Rept. U. S. Geol. Surv. Terr., 6. — Seward A. C. (1926). The Cretaceous plant-bearing rocks of Western Greenland, Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B., 215.

Дальневосточный геологический институт
Дальневосточного центра Академии наук СССР,
г. Владивосток.

(Получено 5 X 1970).

УДК 582.663 (47+57)

Ю. Д. Гусев

ЩИРИЦЫ *AMARANTHUS VIRIDIS* L. и *A. CRISPUS* (LESP. ET THÉV.) TERRACC. В СССР

Yu. D. GUSEV. *AMARANTHUS VIRIDIS* L. AND *A. CRISPUS* (LESP. ET THÉV.) TERRACC. IN THE U. S. S. R.

Просматривая в конце 1970—начале 1971 года в гербариях Москвы и Ленинграда образцы рода *Amaranthus*, я обнаружил два вида из подрода *Amaranthus* (включающего однодомные виды), которые в отечественных «Флорах» и «Определителях растений» не указывались.

В гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР хранится несколько экземпляров щирицы зеленой *Amaranthus viridis* L., собранных в Средней Азии. Растения из Туркмении не были определены, а растения из Таджикистана были определены неверно.

В 1968 г. в «Известиях Академии наук Туркменской ССР» была опубликована заметка И. Ф. Казакова и А. А. Мещерякова «Щирица гибридная — новое растение во флоре Туркмении». В ней авторы сообщили о нахождении ими в 1966 и 1967 гг. в Ашхабаде, «в цветочных газонах» сквера им. Ленина, неизвестной ранее в Туркмении щирицы, которую они сочли гибридом между *A. lividus* L. и *A. deflexus* L. и условно назвали ее «*Amaranthus hybridum*». Приведенные в сообщении описание и рисунок этой щирицы, а также просмотренные мною образцы, собранные Мещеряковым 25 VI 1968 г. в Ашхабаде, в указанном выше сквере, свидетельствуют о том, что мы имеем дело со щирицей *Amaranthus viridis* L.

В том же гербарии имеются растения того же вида, собранные в Таджикистане в двух местах Вахшской долины В. Никитиным и Н. Король 15 VII 1963 г. Они были ими ошибочно определены как *A. caudatus* L. Гербарный образец № 146 был собран между Джешикулем и пристанью в ур. Тигровая балка, на хлопковом поле колхоза Пахтакор, другой образец, № 119 — к югу от Урта-Боз, на хлопковом поле колхоза им. Ленина. Таким образом установлено, что *A. viridis* встречается в СССР на крайнем юге Средней Азии в качестве сорняка.

Ниже приводится краткое описание вида.

Amaranthus viridis L., Sp. Pl. ed. 2, 1763 : 1405. Linn 1117.15.

Однолетник. Стебли обычно прямые, с редким коротким опушением в верхней части, голые в нижней. Листья яйцевидные, до удлиненно ромбически-яйцевидных, 2—6 см длины, в основании ширококлиновидные, до округлых, на верхушке тупые или слегка выемчатые, темно-зеленые; черешки 1—5 см длины. Мелкие цимозные кисти (клубочки) собраны в узкие и длинные неплотные кистевидные соцветия, образующие на вершине стебля метелку 5—20 см длины. Прицветники яйцевидные, до ланцетных, острые, обычно короче листочков околоцветника; последние в числе 3, острые, у пестичных цветков обратноланцетные, короче коробочки. Тычинок 3. Плод яйцевидный, сжатый с боков, около 1.5 мм длины, нераскрывающийся, в высушенном виде сильноморщинистый. Семя около 1 мм в диаметре, с острым краем, темно-коричневое, блестящее.

Родиной *A. viridis* считают Южную Америку и острова Центральной Америки, откуда этот вид в качестве адвентивного растения широко распространился по тропическим и отчасти субтропическим областям Земного шара (Aellen, 1959).

В Среднюю Азию он, вероятно, проник с юга, из соседних стран.

В гербарии Главного ботанического сада АН СССР я нашел неопределенный экземпляр щирицы курчавой *Amaranthus crispus* (Lesp. et Thév.) Terracc., собранный В. Н. Ворошиловым 5 IX 1955 на улицах г. Ужгорода. По сообщению К. А. Малиновского (1962), этот вид уже давно был найден Маргиттаем (Margittai, 1928) на территории нынешней Закарпатской области, в окрестностях г. Мукачево, но затем был забыт украинскими

ботаниками. Последняя находка в Ужгороде свидетельствует о том, что *A. crispus* сохранился в качестве рудерального растения в украинском Закарпатье.

Ниже приводится краткое описание вида.

Amaranthus crispus (Lesp. et Thév.) Terracc. 1890, Rendic. Accad. Sc. Fis. Mat. (Napoli) ser. 2, 4 : 188.

Однолетник. Стебли стелющиеся или приподнимающиеся, бороздчатые, сильно ветвистые, густо олиственные. Листья яйцевидно- или ланцетно-ромбические, тупые, обычно с очень коротким остроконечием, 5—15 мм длины, по краю волнисто-городчатые, сверху зеленые, обычно голые, снизу бледно-зеленые, коротко опушенные, с выступающими жилками. Соцветия густые яйцевидные или почти шаровидные, пазушные цимозные кисти зеленые или со слабым красноватым оттенком. Прицветники яйцевидные, острые, с зеленой средней жилкой, вдвое короче долей околоцветника. Листочки околоцветника у пестичных цветков в числе 5, обратнояйцевидные, до лопатчатых, в основании сильно суженные, тупые, прижатые к плоду. Плод широкоэллипсоидальный, морщинистый, нераскрывающийся. Семя округлояйцевидное, около 1 мм длины, черное, блестящее.

Родина *A. crispus* — Аргентина. В качестве адвентивного растения этот вид занесен в Северную Америку, Южную и отчасти Среднюю Европу. В Закарпатскую область он проник скорее всего из Венгрии, где натурализовался и сильно распространился (Aellen, 1959).

ЛИТЕРАТУРА

Казаков И. Ф., А. А. Мещеряков. (1968). Щирица гибридная — новое растение во флоре Туркмении. Изв. АН Туркм. ССР, сер. биолог. наук, 1. — Малиновський К. А. (1962). Забуті види флори Українських Карпат. Укр. бот. журн., 19, 3. — Aellen P. (1959). *Amaranthaceae*. In: Hegi Illustrierte Flora von Mitteleuropa, III/2, Lief. 1, Aufl. 2. — Margittai A. (1928). Ŭjabb våndornövényck Munkåscon. Mag. Bot. Lapok, XXVII.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 17 III 1971).

УДК 581.526.42 : 582.475.2 (517.3) 582.26/.27

Б. Дашням, Б. Жавзан, Б. М. Миркин и В. С. Мухаметшина

К ХАРАКТЕРИСТИКЕ ТРАВЯНОГО ЯРУСА ЛИСТВЕННИЧНИКОВ СЕВЕРНОГО ХАНГАЯ (МОНГОЛЬСКАЯ НАРОДНАЯ РЕСПУБЛИКА) [1]

B. DASHNJAM, B. ZHAVZAN, B. M. MIRKIN AND V. S. MUKHAMETSHINA. A CONTRIBUTION TO THE HERBACEOUS LAYER CHARACTERISTICS OF THE LARCH FORESTS OF NOTHERN KHANGAJ (MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC)

В статье рассматривается опыт обработки по методу Браун-Бланке описаний лиственничников Северного Хангая. Выделены три единицы классификации травяного яруса, которые авторы рассматривали как унионы (Lippmaa, 1939; Трасс, 1964, 1970). Дается экологическая интерпретация выделенных единиц.

Лесная растительность Монгольской Народной Республики в литературе описана неполно. Самые общие сведения о горных лесах приводит А. А. Юнатов (1946, 1950). Лесам Юго-Западного Хентея посвятил небольшую, но весьма обстоятельную монографию П. Б. Виппер (1953). О лесах Хангая специальные публикации отсутствуют.

[1] Статья написана по материалам совместной Советско-Монгольской биологической экспедиции.

В связи с этим некоторый интерес могут представить материалы по характеристике травяных синузий лиственничников Северного Хангая, собранные ботанико-кормовым отрядом Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции летом 1970 г. на территории госхоза Тэвшрулэх Архангайского аймака МНР.[1] Изучение лесов не входило в задачу отряда, однако для выяснения экологии некоторых видов луговых степей авторы сочли целесообразным включить в выборку и участки, покрытые лесом, занимающим в изученном районе склоны гор следующих экспозиций: С, СВ, СЗ, В. Нижняя граница леса проходит на высоте 1700 м, что почти на 200 м выше, чем нижний предел леса в Хентее, установленный П. Б. Виппером.

Сбор материала проводился по профилю ориентации С—Ю. Протяженность профиля 35 км, максимальные высоты 2000 м над ур. м., минимальные — 1440. Профиль был выбран после осмотра территории с таким расчетом, чтобы соотношение основных урочищ ландшафта, пересекаемых профилем, соответствовало соотношению этих же единиц на территории госхоза. Описания в пределах профиля располагались регулярно через 50 м. Если после отсчета расстояния участок, намечаемый для описания, оказывался негомогенным, площадка несколько сдвигалась вперед. Профиль 3 раза пересекал лесные участки, которые были охарактеризованы 62 описаниями. Поскольку авторов интересовал преимущественно травяной ярус, размер площадок был таким же, как и при характеристике травяной растительности (10×10 м). Древостои описанных участков были представлены чистыми лиственничными насаждениями. Диаметр стволов колебался в пределах от 15 до 70 см, что соответствовало возрасту 30—120 лет при моде 50—70 лет. Сомкнутость крон, как правило, не превышала 0.5—0.6, достигая в единичных случаях 0.7. На всех описанных участках можно было встретить единичный, но здоровый подрост лиственницы, что объясняло разновозрастность древостоев. Высокую интенсивность возобновления лиственницы в горах МНР подчеркивает Виппер.

В типологическом отношении описанные леса должны быть отнесены к группе разнотравных лиственничников в понимании А. А. Юнатова (1946, 1950), К. А. Соболевский (1950) и П. Б. Виппера (1953, 1968). Для всех собранных описаний лиственничников (включая и опушки, где происходило единичное возобновление лиственницы) была составлена сводная таблица, которая в дальнейшем обрабатывалась с использованием метода Браун-Бланке (см. Карамышева, 1967).

Были выделены три типа синузий травяного яруса (унионы, в понимании Липпмаа, 1939), каждый из которых был охарактеризован видами с постоянством выше 20%. Для каждого вида указаны квартили покрытия, т. е. эмпирические доверительные интервалы, включающие 50% наиболее вероятных значений покрытия для каждого вида в пределах группы описаний. Отсекание крайних значений позволило несколько усилить степень различий между выделяемыми единицами, поскольку метод Браун-Бланке предполагает работу не с репрезентативной выборкой, а с группами описаний, полученными методом типического отбора, когда «переходные» значения выбраковываются еще в процессе сбора материала. Результаты обработки приведены в таблице.

Группа травяных лесных видов, названная нами Iris ruthenica,[2] включает 23 вида, которые, предпочитая условия затененного полога, выходят и на осветленные поляны. Это ядро первого униона. Кроме видов, указанных в таблице, отметим некоторые более редкие элементы: *Cacalia has-*

---

[1] *Кроме авторов, в сборе материала принимали участие Р. Ш. Кашапов,* Д. Цагаан Маам. Работы были выполнены под общим руководством Б. М. Миркина. Авторы благодарят В. И. Грубова и Е. М. Лавренко за помощь в определении гербария.

[2] Следует учитывать предварительность выделенных групп, так как район исследования был сравнительно невелик и собранный материал не позволяет статистически обосновать полученные выводы.

Характеристика синузий травяного яруса ирисовых лиственничников Северного Хангая (Монгольская Народная Республика)

Федерация	Iris ruthenica		
Унионы	Iris ruthenica	Iris ruthenica + Chamaenerium angustifolium	Iris ruthenica + Trifolium lupinaster
	1	2	4
Количество описаний	21	23	18
Экспозиция	16С, 5С—З	12 С, 3 С—З, 6С—В, 2 В	4С, 11 С—З, 1С—В, 2 В
Квартили варьирования высоты участка над уровнем моря	1980—1820	1960—1860	1860—1740
Квартили видовой насыщенности	19—24	23—28	28—39
Квартили сомкнутости древесного яруса	0.3—0.6	0—0.5	0—0
Квартили проективного покрытия травяного яруса	80—95	70—90	70—100
Виды подлеска			
Rosa acicularis Lindl.	0.1/III*	0—1/III	0—1/III
Spiraea flexuosa Fisch. ex Cambess.	0—1/IV	0—1/IV	+
Dasiphora parvifolia (Fisch.) Juz.	+	—	0—2/III
Травяной ярус			
Группа Iris ruthenica			
Iris ruthenica Ker-Gawl.	2—3/I	2—3/I	0—3/III
Fragaria orientalis Losinsk.	1—3/II	1—2/II	0—1/IV
Geranium pseudosibiricum J. Mayer	1—2/I	1—2/II	0—1/III
Lilium martagon L.	1—1/II	1—1/II	0—1/IV
Anemone crinita Juz.	0—1/III	0—1/III	0—1/IV
Zerna korotkyi (Drob.) Nevski	1—1/II	0—2/III	0—1/IV
Poa pratensis L.	1—1/II	1—1/II	0—1/IV
Thalictrum foetidum L.	0—1/III	0—1/III	0—1/III
Sanguisorba officinalis L.	1—1/II	1—1/II	1—1/II
Vicia amoena Fisch.	0—1/III	0—1/III	0—1/IV
Campanula sulenifolia Fisch.	0—1/III	0—1/III	0—1/IV
Trisetum sibiricum Rupr.	0—1/III	1—1/III	0—1/III
Carex korshinskyi Kom.	0—1/III	0—1/III	0—1/III
Artemisia sericea Web. ex Stechm.	0—1/IV	0—1/IV	0—1/IV
Sedum aizoon L.	0—1/IV	0—1/IV	0—1/IV
Elymus gmelinii (Ledeb.) Tzvel.	0—1/III	0—1/III	+
Ranunculus acer L.	0—1/III	0—1/III	+
Heracleum sibiricum L.	0—1/IV	0—1/IV	+
Vicia venosa (Willd.) Maxim.	0—1/IV	0—1/IV	+
Poa nemoralis L.	0—1/IV	0—1/IV	+
Aconitum volubile Pall. ex Koelle	0—1/IV	0—1/IV	—
Pleurospermum uralense Hoffm.	0—1/IV	0—1/IV	—
Lathyrus humilis Fisch. ex DC.	0—2/III	0—1/III	+
Группа Chamaenerium angustifolium			
Galium boreale L.	0—1/III	1—1/II	0—1/IV
Polygonum alopecuroides Turcz.	0—1/IV	0—1/III	0—1/III
Chamaenerium angustifolium (L.) Scop.	0—1/III	1—1/II	+
Achillea asiatica Serg.	—	0—1/IV	+
Calamagrostis purpurea (Trin.) Trin.	—	0—1/IV	+
Artemisia mongolica Fisch. ex Nakai	—	0—1/IV	+
A. laciniata Willd.	—	0—1/IV	+
Группа Trifolium lupinaster			
Artemisia tanacetifolia L.	0—1/IV	0—1/IV	0—1/III
Galium verum L.	0—1/IV	0—1/IV	0—1/III

* В числителе показаны квартили покрытия, выраженного в баллах (1 — до 5%, 2 — 6÷15%, 3 — 16÷25%, 4 — 26÷50%, 5 — более 50%). Классы постоянства, показанные в знаменателе, имели следующие границы (I — 100%, II — 99÷80%, III — 79÷50%, IV — 49÷20%, V — ниже 20% обозначены знаком +).

Федерация / Унионы	Iris ruthenica		
	Iris ruthenica	Iris ruthenica + Chamaenerium angustifolium	Iris ruthenica + Trifolium lupinaster
	1	2	3
Scorzonera radiata Fisch.	0—1/IV	0—1/IV	0—1/III
Vicia cracca L.	0—1/IV	0—1/IV	0—1/III
Pedicularis rubens Steph. ex Willd.	—	0—1/IV	0—1/IV
Polygala sibirica L.	+	0—1/IV	0—1/IV
Pulsatilla turczaninovii Kryl. et Serg.	+	0—1/IV	0—1/IV
Myosotis silvatica Hoffm.	—	0—1/IV	0—1/IV
Valeriana officinalis L.	+	0—1/IV	0—1/IV
Allium lineare L.	+	0—1/IV	0—1/IV
Trifolium lupinaster L.	+	0—1/IV	0—1/II
Stellaria chamaejasme L.	—	—	0—1/II
Festuca rubra L.	—	+	0—1/III
Senecio campester (Retz.) DC.	—	+	0—1/III
Polygonum angustifolium Pall.	+	+	0—1/III
Gentiana macrophylla Pall.	—	—	0—1/III
Schizonepeta multifida (L.) Briq.	—	—	0—1/III
Rhaponticum uniflorum (L.) DC.	—	—	0—1/III
Bupleurum scorzonerifolium Willd.	—	—	0—1/III
Silene repens Patr.	+	+	0—1/IV
Festuca sibirica Hack. ex Boiss.	—	+	0—1/IV
Phlomis tuberosa L.	—	+	0—1/IV
Helictotrichon schellianum (Hack.) Kitag.	—	+	0—1/IV
Poa attenuata Trin.	—	—	0—1/IV
Aster alpinus L.	—	—	0—1/IV
Stipa baicalensis Roshev.	—	—	0—1/IV
Thlaspi cochleariforme DC.	—	—	0—1/IV
Astragalus fruticosus Pall.	—	+	0—1/IV
Oxytropis myriophylla (Pall.) DC.	—	—	0—1/IV
Lilium tenuifolium Fisch.	—	—	0—1/IV
Echinops dahuricus Fisch.	—	—	0—1/IV
Potentilla tanacetifolia Willd. ex Schlecht.	—	—	0—1/IV
Arenaria capillaris Poir.	—	—	0—1/IV
Scutellaria scordiifolia Fisch. ex Schrank	—	—	0—1/IV
Orchis fuchsii Druce	—	—	0—1/IV

tata L., *Gymnadenia conopsea* (L.) R. Br., *Cypripedium guttatum* Sw., *Botrychium lunaria* (L.) Sw., *Hierochloe glabra* Trin.

Следующая группа Chamaenerium angustifolium весьма малочисленна и представлена всего семью видами, предпочитающими условия перехода от флористически бедного типичного лесного травяного яруса к синузиям осветленных опушек, характеризующихся сочетанием лесных и степных видов. Группа эта выявляется только в среднем и весьма нечетко, так как специфических видов она не имеет и образована элементами, встречающимися чаще в условиях 2-го униона, но нередких и в синузиях (1-го и 3-го унионов).

Наконец, обширная третья группа, названная Trifolium lupinaster, включает виды горных луговых степей, которые, имея экологический оптимум в условиях разнотравно-ковыльных (*Stipa baicalensis*) степей способны выдерживать слабое затенение разреженным пологом или приурочены к лесным опушкам. Изредка спутниками горных луговых степей были петрофильные элементы, единично встречающиеся в описаниях: *Thymus serpyllum* L., *Orostachys malacophylla* (Pall.) Fisch., *Phlojodicarpus sibiricus* (Steph.) K.-Pol., *Scabiosa fischeri* DC., *Dianthus versicolor* Fisch.

В этой же таблице показаны виды подлеска, которые были в описанных лесах немногочисленны. Это *Rosa acicularis* и *Spiraea flexuosa*, встречающиеся во всех унионах, хотя они тяготеют к условиям большого затенения. *Dasiphora parvifolia*, наоборот, предпочитает светлые опушки.

Аналогично ведет себя и *Cotoneaster melanocarpa* Lood. Кроме того, были встречены единичные ивы (*Salix taraikensis* Kimura и *S. bebbiana* Sarg.[1] и *Spiraea media* F. Schmidt).

Нетрудно видеть, что три типа синузий травяного яруса лиственничников являются звеньями ряда осветления древесного яруса и соответственно падения эдификаторной силы доминанта. При этом можно говорить и о том, что этот ряд является высотным, хотя различия между двумя первыми унионами по высоте выявляются плохо вследствие влияния различных местных условий (крутизна склона и нюансы его экспозиции), а также эдификаторного эффекта яруса лиственницы. В этом ряду достоверно увеличивается видовая насыщенность, что полностью подтверждает правильность картины взаимоотношений леса и степи, нарисованной Виппером (1968) в работе о горных лесах и степях юго-западного Забайкалья (Бурятская АССР): лесные виды как более пластичные легко выходят на более освещенные участки, где встречаются со степными, но степные и луговые элементы крайне неохотно идут под полог леса. Поэтому смена травяного яруса при осветлении древесного полога происходит не путем замены лесных видов степными, а в результате присоединения степных видов к лесным, которые лишь незначительно понижают свое постоянство и покрытие. Разумеется, при дальнейшем понижении высот лесные виды исчезают и полностью замещаются луговыми, однако в зоне их контакта, как пишет П. Б. Виппер (1968 : 502), «... виды, свойственные лесам, характеризуются значительно более широкой экологической амплитудой, большей пластичностью и способностью приспособиться к засушливым условиям местообитания». Объяснение этому явлению нужно искать в сравнительно слабом эдификаторном влиянии лиственницы у нижней границы леса на виды травяного яруса, среди которых отсутствуют специфические тенелюбы, подобные *Asarum europaeum* L. или *Paris quadrifolia* L. в широколиственных лесах европейской лесостепи. Характерно, что под лиственничниками разнотравного типа отсутствуют процессы выщелачивания и формируются почвы, лишенные горизонта A_2, что было показано Н. А. Ногиной (1964), отмечалось Виппером (1953) и наблюдалось нами.

В заключение несколько слов о таксономии выделенных синузиальных единиц. Все они должны быть объединены одной федерацией Iris ruthenica, которая может быть подразделена на три униона: 1. Iris ruthenica; 2. Iris ruthenica + Chamaenerium angustifolium; 3. Iris ruthenica + Trifolium lupinaster.

Классификация синузий не является самоцелью, а служит средством облегчения классификации полисинузиальных лесных сообществ (Трасс, 1964, 1970). Можно полагать, что выделенные единицы синузий травяного яруса окажутся полезными при работе лесотипологов. Нельзя не признать, что выделение типа леса *разнотравный лиственничник* излишне укрупняет основную единицу лесной типологии. Может быть, ей следует придать значение группы типов, выделив внутри нее в числе прочих тип *лиственничников ирисовых*. На основе выделенных унионов могут быть установлены более дробные единицы рангом ниже типа леса.

ЛИТЕРАТУРА

Виппер П. Б. (1953). Леса Юго-Западного Хентея. Тр. Монгольск. комисс. (АН СССР), 54. — Виппер П. Б. (1968). Взаимоотношения леса и степи в горных условиях Юго-Западного Забайкалья. Бот. журн., 54, 4. — Карамышева З. В. (1967). Опыт обработки пробных участков степных сообществ методом Браун-Бланке. Бот. журн., 52, 8. — Ногина Н. А. (1964). Почвы Забайкалья. — Соболевская К. А. (1950). Растительность Тувы. — Трасс Х. Х. (1964). Теоретическое обоснование применения метода синузий. В сб.: Изучение растительности острова Саарема. — Трасс Х. Х. (1970). Ценоэлементы в растительных сообществах. Тр. МОИП, отд. биолог., секц. бот., 38. — Юнатов А. А. (1946). Материалы

---

[1] Определение ив выполнено А. К. Скворцовым, которому авторы выражают свою благодарность.

по географии и экологии главнейших древесных пород Монголии. Уч. зап. Монгольск. гос. унив., II, 3. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольск. комисс. (АН СССР), 39. — Lippmaa T. (1939). The unistratal concept of plant communities (the Unions). Amer. Midl. Nat., 21.

Совместная Советско-Монгольская
комплексная биологическая экспедиция
Академии наук СССР
и
Академии наук
Монгольской Народной Республики,
г. Улан-Батор,
Башкирский государственный университет
и Башкирский филиал
Академии наук СССР,
г. Уфа.

(Получено 19 III 1971).

УДК 582.036 : 581.132 : 582.736

О. Г. Агеева и М. И. Лютова

ВЛИЯНИЕ ТЕПЛОВОГО ЗАКАЛИВАНИЯ ГОРОХА *PISUM SATIVUM* L. НА ФОТОСИНТЕЗ И ФОТОХИМИЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ

С 6 рисунками

O. G. AGEEVA AND M. I. LUTOVA. THE INFLUENCE OF HEAT HARDENING OF PEAS *PISUM SATIVUM* L. ON PHOTOSYNTHESIS AND PHOTOCHEMICAL REACTIONS

В настоящей работе показано, что тепловое закаливание проростков гороха при температуре 35—38° в течение 17—18 часов вызывает повышение теплоустойчивости фотосинтеза, сопровождающееся снижением его интенсивности. После повреждающего прогрева листьев хлоропласты закаленных растений обнаруживают более высокую скорость фотохимических реакций (циклическое и нециклическое фотофосфорилирование, реакция Хилла с ДХФИ, фотовосстановление НАДФ) по сравнению с незакаленными. Более высокий уровень теплоустойчивости фотофосфорилирования у хлоропластов закаленных растений по сравнению с незакаленными наблюдается и после прогрева изолированных хлоропластов.

У клеток высших растений под влиянием высокой температуры среды происходит обратимое повышение уровня теплоустойчивости. Это явление было названо тепловой закалкой и к настоящему времени наблюдалось у 60 видов высших растений. В результате теплового закаливания увеличивается теплоустойчивость самых разнообразных функций клетки: движения протоплазмы, дыхания, избирательной проницаемости, фототаксиса хлоропластов и т. д. (Александров, 1963, 1965; Alexandrov и др., 1970).

При тепловой закалке повышается также теплоустойчивость фотосинтетического аппарата. Так, в клетках листа *Campanula persicifolia* выход хлорофилла из хлоропластов и растворение его в жировых каплях цитоплазмы у закаленных растений происходит при более сильных повреждающих воздействиях, чем у незакаленных (Кикнадзе, 1960). Тепловая закалка вызывает также увеличение термостабильности хлорофилл-белкового комплекса (Лютова, 1963). На 6 видах высших растений было показано, что в результате теплового закаливания в опытных условиях происходит увеличение теплоустойчивости фотосинтеза, сопровождающееся снижением его интенсивности (Лютова, 1958, 1962). Аналогичная закономерность наблюдалась в природе у *Aristida karelinii*, произрастающей в условиях аридного климата, при значительном повышении температуры воздуха (Язкулыев, 1970).

Представляло интерес выяснить, происходит ли увеличение теплоустойчивости фотосинтеза благодаря повышению порога чувствительности к высокой температуре одного из звеньев, лимитирующих его скорость,

или сдвиг теплоустойчивости происходит во многих звеньях изучаемого процесса. Для решения этого вопроса изучалось влияние теплового закаливания на теплоустойчивость некоторых частных реакций фотосинтеза (циклическое и нециклическое фотофосфорилирование, фотовосстановление НАДФ и реакция Хилла с ДХФИ). Определение фотохимических реакций проводилось двумя способами. В первом случае тепловому повреждающему воздействию подвергались листья, из которых затем выделялись хлоропласты для определения фотохимической активности; во втором прогревалась суспензия хлоропластов. Такая постановка опытов позволяла решить не только вопрос о возможности повышения уровня теплоустойчивости фотохимических реакций после закаливания, но также выяснить, сохраняется ли повышенный уровень теплоустойчивости у хлоропластов после извлечения их из клетки и перенесения в искусственную среду. Ответ на этот вопрос имеет большое значение для понимания механизма тепловой закалки.

Материалы и методика

В опытах использовали 7—14-дневные проростки гороха *Pisum sativum* L. сортов Ранний зеленый, Ранний-301 и Генри. Выращивание производилось в оранжерее, в ящиках с землей под люминесцентными лампами при интенсивности света 4 тысячи люкс и температуре 15—20°. Для закаливания ящики с растениями помещали во влажную камеру при температуре 35—38° на 18 часов. Контрольные растения находились при 18—20°. Для определения теплоустойчивости листья закаленных и контрольных растений срезали и одновременно прогревали в воде при заданной температуре в течение 10 минут. После такого тестирующего прогрева часть листьев использовали для измерения интенсивности фотосинтеза, а из остальных листьев извлекали хлоропласты для определения скорости фотохимических реакций.

Фотосинтез определяли радиометрическим методом по включению C^{14} (Заленский и др., 1955) при насыщающей концентрации CO_2, температуре 20° и интенсивности света 25 тысяч люкс.

Хлоропласты выделяли в среде, содержащей 0.4 М сахарозы, 0.01 М NaCl и 0.03 М трис-HCl, pH 8 (Лютова и Кислюк, 1971). Реакцию Хилла определяли по восстановлению на свету хлоропластами 1) ДХФИ[1] и 2) НАДФ в присутствии ферредоксина; в первом случае с помощью фотоэлектроколориметра ФЭК-М (зеленый фильтр) по уменьшению оптической плотности, во втором—на спектрофотометре СФ-4А по увеличению оптической плотности при 340 нм. Ферредоксин выделяли из листьев гороха осаждением ацетоном (San Pietro a. Lang, 1958) с последующей очисткой на колонке ДЭАЭ — целлюлозы (Mortenson, 1964). Фотофосфорилирование с ФМН — псевдоциклическое (вариант нециклического) и с ФМС — циклическое измеряли по методу Аллена в модификации В. А. Чеснокова и др. (Никулина, 1965). Математическая обработка результатов проводилась непараметрическим методом по Т-критерию Вилкоксона. Для построения кривых использовали элементы регрессионного анализа.

Результаты

Интенсивность фотосинтеза листьев гороха сорта Ранний зеленый после теплового закаливания снижается приблизительно на 50% по сравнению с интенсивностью фотосинтеза незакаленных растений. Однако прогрев листьев при повреждающей температуре 40—42° в течение 10 минут резко подавляет интенсивность фотосинтеза в контроле, тогда как у закаленных растений она снижается незначительно по сравнению с исходной величи-

[1] Обозначение сокращений: ДХФИ — 2,4-дихлорфенолиндофенол, НАДФ — никотинамидадениндинуклеотид фосфат, ФМН — флавинмононуклеотид, ФМС — феназинметосульфат.

ной (см. таблицу). Несмотря на более низкий исходный уровень, интенсивность фотосинтеза у закаленных листьев после тестирующего прогрева оказывается выше, чем у незакаленных. Эта разница статистически оправдана после прогрева при температуре 42° (P=0.01). Таким образом, в результате теплового закаливания проростков гороха происходит повышение теплоустойчивости фотосинтеза подобно тому, как это наблюдается у других видов растений (Лютова, 1962). В отличие от предыдущих опытов, в которых увеличение теплоустойчивости фотосинтеза получено при тепловом закаливании срезанных листьев, в настоящей работе это явление наблюдалось при закаливании целых растений.

Последействие 10-минутного прогрева листьев гороха (сорт Ранний зеленый) на интенсивность фотосинтеза закаленных и незакаленных растений (закалка при температуре 35—38° в течение 17—18 часов)

Температура прогрева (в °С)	Интенсивность фотосинтеза в мг CO_2 на 1 г сухого веса в час		Интенсивность фотосинтеза в процентах от исходного уровня	
	незакаленные	закаленные	незакаленные	закаленные
—	138	72	100	100
40	28	50	20	70
42	20	46	14	64

Просмотр суспензии хлоропластов под микроскопом показал, что основная масса ее состоит из неразрушенных хлоропластов. Видимых различий в характере суспензии хлоропластов, выделенных из контрольных и закаленных листьев, не было обнаружено.

Восстановление ДХФИ и НАДФ в реакции Хилла связано с использованием воды в качестве донора электронов. Однако восстановление ДХФИ характеризует работу участка электроннотранспортной цепи 2-й световой системы, а восстановление НАДФ включает работу всей цепи как 1-й, так и 2-й световой системы. Кроме того, восстановленный НАДФ является конечным продуктом фотохимических реакций, который используется для синтеза органических веществ в фотосинтетическом процессе.

Скорость реакции Хилла с ДХФИ после теплового закаливания проростков гороха сорта Ранний зеленый не отличается от скорости этой реакции у незакаленных растений (рис. 1). Наблюдаемое различие статистически недостоверно ($P > 0.05$). После прогрева листьев при температуре 42° у хлоропластов закаленных растений не происходит достоверного изменения скорости реакции Хилла, у хлоропластов же контрольных растений скорость реакции Хилла снижается почти вдвое. Значительно более высокая скорость реакции Хилла у закаленных растений наблюдается и после прогрева при температуре 44°. Эти различия между закаленными и незакаленными растениями статистически значимы ($P < 0.05$). Аналогичная закономерность найдена у другого сорта гороха, Генри. Закаливание проростков этого сорта было проведено при более высокой температуре. Это вызвало достоверное снижение скорости реакции Хилла с ДХФИ — на 27% ($P<0.05$). Но после тестирующего теплового повреждения уровень реакции у закаленных растений также был выше, чем у незакаленных ($P<0.05$) (рис. 2).

Опыты, в которых изучалось восстановление НАДФ, показали, что скорость этого процесса у закаленных и незакаленных растений не различается, подобно тому как это наблюдалось у гороха сорта Ранний зеленый для реакции Хилла с ДХФИ после закаливания при той же температуре. Однако чувствительность к нагреву реакции Хилла с НАДФ у закаленных и незакаленных растений и в этом случае различна. Для снижения скорости реакции восстановления НАДФ на одинаковую вели-

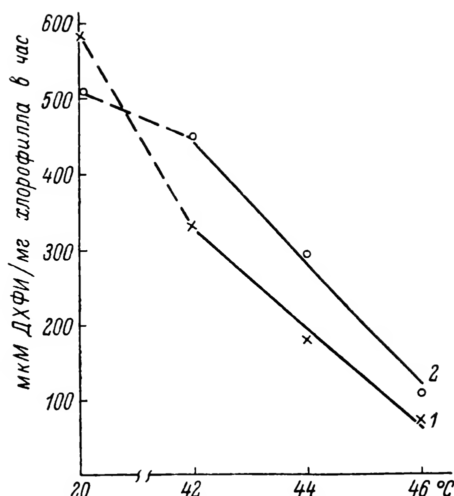


Рис. 1. Последействие 10-минутного прогрева незакаленных (*1*) и закаленных (*2*) листьев на скорость реакции Хилла с ДХФИ. Горох, сорт Ранний зеленый.

Реакционная смесь в общем объеме 3.5 мл содержит суспензию хлоропластов (6 мкг хлорофилла) и в мкМ: 2.4-дихлорфенолиндофенол — 0.2, сахароза — 1400, NaCl — 35; трис-HCl, pH 8 — 105. Измерения проводились при температуре 20° и интенсивности света 25 тыс. люкс. *По оси абсцисс* — температура прогрева; *по оси ординат* — скорость реакции Хилла.

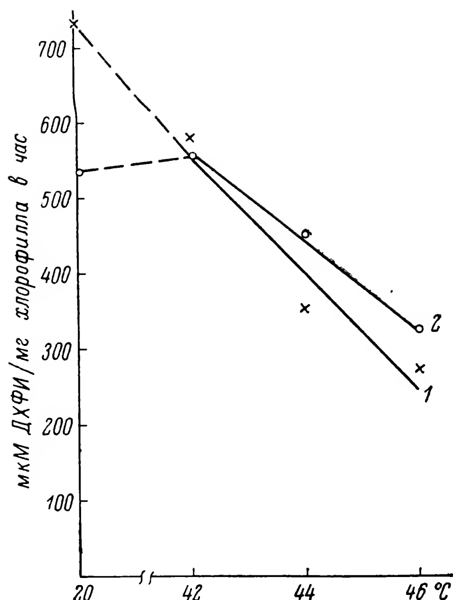


Рис. 2. Последействие 10-минутного прогрева незакаленных (*1*) и закаленных (*2*) листьев на скорость реакции Хилла с ДХФИ. Горох, сорт Генри.

Условия проведения опытов и обозначения те же, что на рис. 1.

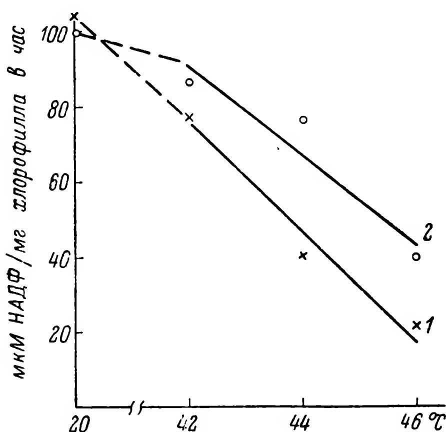


Рис. 3. Последействие 10-минутного прогрева незакаленных (*1*) и закаленных (*2*) листьев на скорость фотовосстановления НАДФ. Горох, сорт Ранний зеленый.

Реакционная смесь в общем объеме 3 мл содержит суспензию хлоропластов (10—20 мкг хлорофилла), ферредоксин — 60 мкг и в мкМ: НАДФ — 1, сахароза — 200, NaCl — 5, $MgCl_2$ — 10, трис-HCl, pH — 8—25. Условия измерения те же, что на рис. 1. *По оси абсцисс* — температура прогрева; *по оси ординат* — скорость восстановления НАДФ.

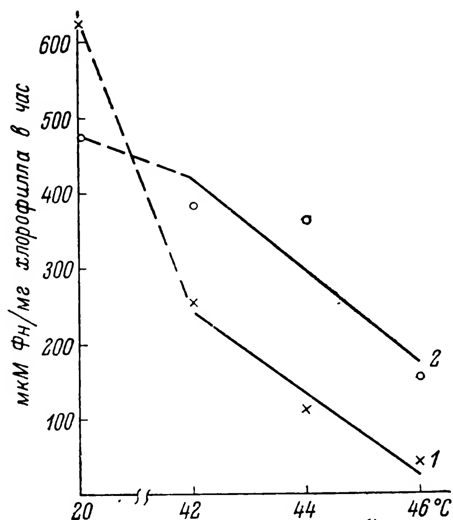


Рис. 4. Последействие 10-минутного прогрева незакаленных (*1*) и закаленных (*2*) листьев на скорость псевдоциклического фотофосфорилирования. Горох, сорт Генри.

Реакционная смесь в общем объеме 4 мл содержит суспензию хлоропластов (100—150 мкг хлорофилла), гексокиназу — 0.5 мг и в мкМ: глюкоза — 150, сахароза — 600, АДФ — 2.5, АТФ — 1, NaCl — 75, $MgCl_2$ — 10, K_2HPO_4 — 28, трис-HCl, pH 8—84 и ФМН — 0.1. Измерения проводились на воздухе при температуре 20° и интенсивности света 50 тыс. люкс. *По оси абсцисс* — температура прогрева; *по оси ординат* — скорость фосфорилирования.

чину закаленным листьям требуется температура на 2° выше, чем контрольным ($P<0.05$) (рис. 3).

Таким образом, эти опыты показали, что в результате теплового закаливания увеличивается устойчивость различных участков электронно-транспортной цепи к повреждающему действию нагрева. Увеличение теплоустойчивости реакции Хилла не всегда сопряжено со снижением исходной скорости этой реакции.

Для решения вопроса, увеличивается ли в результате теплового закаливания теплоустойчивость процессов, связанных с образованием АТФ

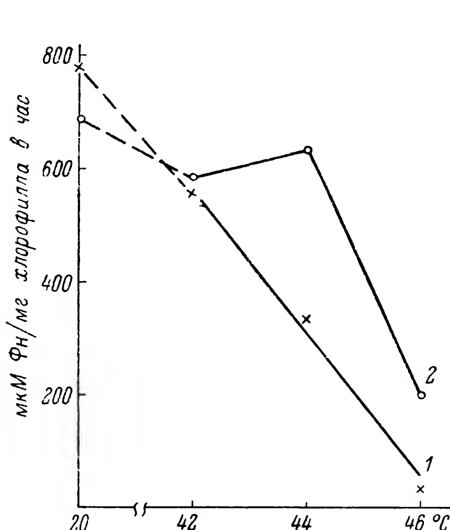


Рис. 5. Последействие 10-минутного прогрева незакаленных (*1*) и закаленных (*2*) листьев на скорость циклического фотофосфорилирования. Горох, сорт Ранний-301.

Обозначения и условия проведения опытов те же, что на рис. 4, за исключением того, что в реакционную смесь вместо ФМН добавляли ФМС — 0.1 мкМ.

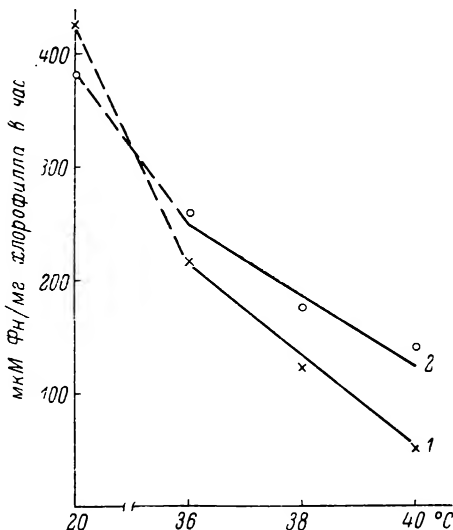


Рис. 6. Последействие 10-минутног‹ прогрева суспензии хлоропластов, изолированных из незакаленных (*1*) и закаленных (*2*) листьев на скорость псевдоциклического фотофосфорилирования. Горох, сорт Ранний зеленый.

Обозначения и условия измерений те же, что на рис. 4.

в ходе фотоиндуцированного транспорта электронов, изучалось циклическое и нециклическое фосфорилирование.

В серии опытов, результаты которых отражены на рис. 4, показано, что после теплового закаливания исходная скорость нециклического фотофосфорилирования снижена на 24%. В другой серии опытов после закаливания при более высокой температуре снижение произошло на 45% (сорт Ранний-301). Тестирующий прогрев листьев при всех испытанных значениях температур в обеих сериях опытов у закаленных растений вызывал существенно меньшее подавление скорости фосфорилирования, чем у незакаленных ($P<0.05$). Благодаря этому после теплового повреждения у закаленных растений скорость фосфорилирования была более высокой, чем у незакаленных.

Ранее было показано, что циклическое фотофосфорилирование обладает более высокой теплоустойчивостью по сравнению с нециклическим (*Лютова и др., 1970*). *В соответствии с этим находятся данные, полученные* в настоящей работе. У хлоропластов, выделенных из одних и тех же закаленных листьев гороха (сорт Ранний-301), скорость нециклического фосфорилирования снижалась на 45%, в то время как скорость циклического фосфорилирования не снижалась. Однако, как и в случае с нециклическим фосфорилированием после тестирующего прогрева синтез АТФ, сопряженный с циклическим электронным потоком, у закаленных растений оказался более теплоустойчивым. Прогрев при 42 и 44° резко снижал

скорость циклического фосфорилирования у незакаленных растений и не изменял ее у закаленных (рис. 5).

Таким образом, тепловое закаливание вызывает значительное повышение теплоустойчивости систем электронно-транспортной цепи, ответственных за синтез макроэргических фосфорных соединений.

Во всех перечисленных выше сериях опытов тестирующему прогреву подвергались листья, из которых затем для измерения фотохимической активности выделялись хлоропласты. Представляло интерес выяснить, можно ли обнаружить закалку, если тестирующему прогреву подвергать не листья, а выделенную из них суспензию хлоропластов. Для этого суспензию хлоропластов, изолированных из листьев закаленных и незакаленных растений, прогревали в течение 10 минут при заданной температуре. На хлоропластах, прогретых in vitro, измерялась скорость нециклического фосфорилирования. В этой серии опытов был использован более слабый тестирующий прогрев, так как в предыдущей работе мы показали, что при прогреве листьев фотохимические реакции повреждаются при более высокой температуре, чем при прогреве суспензии (Лютова и др., 1970). Скорость фотофосфорилирования непрогретых хлоропластов, полученных из закаленных и незакаленных листьев, была приблизительно одинаковая (рис. 6). Наблюдаемое снижение скорости фосфорилирования у закаленных растений статистически недостоверно ($P > 0.05$). Прогрев суспензии вызвал падение скорости фосфорилирования как у контрольных, так и у закаленных растений. Однако в контрольном варианте падение скорости было выражено сильнее.

Таким образом, более высокая теплоустойчивость хлоропластов закаленных растений обнаруживается и в том случае, если тепловому повреждающему воздействию подвергаются изолированные из клетки хлоропласты.

Обсуждение

В результате проведенного исследования было показано, что при закаливании проростков гороха в течение 17—18 часов при температуре 35—38° происходит увеличение теплоустойчивости фотосинтеза и его фотохимических реакций. После 10-минутного тестирующего прогрева скорость фотосинтеза, реакции Хилла и фотофосфорилирования у закаленных растений существенно превышала скорость этих процессов у незакаленных растений (рис. 1—5).

Различия в теплоустойчивости реакции Хилла при длительном (10 недель) выращивании растений альпийской популяции *Deschampsia caespitosa* в разных температурных условиях наблюдали Тизен и Гельгагер (Tieszen a. Helgager, 1968). Так, у растений, выросших при температуре 20°, оптимум реакции Хилла с феррицианидом наблюдался при более высокой температуре, чем у растений, выросших при температуре 10°; кроме того, спад скорости реакции Хилла в области супероптимальных температур в первом случае был выражен слабее, чем во втором. Таким образом, чем выше температура выращивания растений альпийской популяции, тем больше теплоустойчивость фотохимической активности хлоропластов. Однако у арктической популяции *D. caespitosa* температурные кривые реакции Хилла совпадали у растений, выращенных в разных температурных условиях. Причина различий реакции разных популяций пока необъяснима.

Изучению теплоустойчивости органоидов клетки посвящена работа Е. Б. Курковой (1966). Автор отмечает, что у проростков кукурузы, выращенных из закаленных к засухе семян, окислительная и фосфорилирующая активность митохондрий после тестирующего прогрева выше, чем у незакаленных растений. Однако, судя по приведенным ею экспериментальным данным, после прогрева при одной тестирующей температуре разницы в фосфорилирующей и окислительной активности у закаленных и незакаленных растений вообще не наблюдалось; при другой тестирую-

щей температуре эта разница была незначительной, и отсутствие статистической обработки данных не позволяет считать ее доказанной.

Для выяснения вопроса, вызывала ли тепловая закалка в наших опытах увеличение устойчивости одной или нескольких особо чувствительных реакций, лимитирующих скорость фотосинтеза после теплового повреждения, или увеличение устойчивости охватывало все звенья этого процесса, необходимо сравнить чувствительность изученных показателей. Ранее нами было показано, что после 10-минутного тестирующего прогрева листьев существенное подавление интенсивности фотосинтеза не сопровождается падением скорости реакции Хилла и фотофосфорилирования у хлоропластов, извлеченных из прогретых листьев (Лютова и Кислюк, 1967, 1971). Опыты, проведенные на проростках гороха сорта Ранний зеленый, показали, что длительное действие температуры при тепловом закаливании, снижая интенсивность фотосинтеза листьев на 50%, не вызывает изменения фотохимической активности хлоропластов, выделенных из этих листьев. Так, интенсивность фотохимических реакций у закаленных растений в процентах от контроля была следующей: реакция Хилла с ДХФИ — 87, восстановление НАДФ — 98, нециклическое фосфорилирование — 90 и циклическое фосфорилирование — 89. Во всех случаях незначительное снижение скорости реакции статистически не оправдано. Таким образом, снижение интенсивности фотосинтеза после теплового повреждения обусловлено не нарушением его фотохимических реакций, а повреждением каких-то более термолабильных звеньев фотосинтеза. Следовательно, увеличение теплоустойчивости фотосинтеза при тепловом закаливании не определяется повышением стойкости к нагреву измеренных фотохимических реакций. По-видимому, тепловая закалка вызывает стабилизацию всех систем фотосинтеза независимо от их чувствительности к тепловому повреждению и независимо от того, определяют ли данные частные реакции уровень устойчивости процесса в целом. Эти наблюдения находятся в согласии с фактами, полученными для целой клетки. В начале статьи мы говорили, что в результате теплового закаливания происходит повышение теплоустойчивости самых разнообразных функций клетки, которые существенно различаются также по своей чувствительности к повреждающему действию нагрева (Александров, 1956; Барабальчук, 1969).

Детальное изучение тепловой закалки позволило сделать вывод, что она является реакцией клеток на повреждающее действие нагрева (Александров, 1956). Этот вывод основан на том, что для получения эффекта закалки требуется определенная доза нагрева, которая должна быть тем выше, чем больше исходная теплоустойчивость клеток. Кроме того, при тепловой закалке происходит уменьшение интенсивности ряда клеточных функций (Alexandrov и др., 1970). Однако нами было показано, что тепловое закаливание, приводящее к значительному снижению интенсивности фотосинтеза, оставляет неизменным уровень дыхания (Лютова, 1962), которое является одной из наиболее термостабильных функций клетки. В настоящей работе было показано, что увеличение теплоустойчивости фотохимических реакций может не сопровождаться их повреждением. Так, повышение теплоустойчивости реакции Хилла и циклического фосфорилирования наблюдается у хлоропластов, у которых скорость этих процессов не уменьшается в результате теплового закаливания (рис. 1, 3 и 5). Повышение стойкости к нагреву реакции Хилла с ДХФИ наблюдается как при сниженной (рис. 2), так и при неизменной (рис. 1) скорости реакции после закаливания. Снижение интенсивности функции зависит от ее устойчивости (сравните фотосинтез и дыхание, циклическое и нециклическое фосфорилирование) и от дозы нагрева во время закаливания. Таким образом, увеличение теплоустойчивости каждой данной функции не обязательно обусловлено ее повреждением. Однако эти факты не исключают вывода о том, что повышение теплоустойчивости этой функции является результатом реакции клетки как целого на повреждающее действие тепловой закалки.

Полученные факты говорят об отсутствии облигатной связи между состоянием повышенной устойчивости и пониженной интенсивностью функции. Возможно, что в случае тепловой закалки эта широко распространенная биологическая закономерность проявляется не во всех внутриклеточных процессах.

При обсуждении причин повышения терморезистентности клеток после теплового закаливания важно знать, сохраняется ли повышенный уровень устойчивости той или иной субклеточной структуры после извлечения из клетки. Это можно определить, подвергая повреждающему воздействию изолированные клеточные компоненты. Наши опыты показали, что нециклическое фосфорилирование у закаленных растений обладает более высокой теплоустойчивостью и после прогрева изолированных хлоропластов.

Аналогичные данные были получены на белковых препаратах. Увеличение терморезистентности ферментов закаленных растений по сравнению с незакаленными можно наблюдать не только после тестирующего прогрева листьев (Щербакова, 1969), но также после прогрева экстрагированного из клетки белка (Фельдман, 1966; Фельдман и др., 1966; Kinbacher и др., 1967; Sullivan a. Kinbacher, 1967; Feldman, 1968), причем в последнем случае увеличение устойчивости клеточных компонентов (хлоропласты, белки) после тепловой закалки обусловливается какими-то изменениями в их состоянии, достаточно стойкими и сохраняющимися после извлечения этих компонентов из клетки.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1956). Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитоэкологии. Бот. журн., 41, 7 : 939—961. — Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. БИН АН СССР, сер. IV, экспер. бот., 16 : 234—280. — Александров В. Я. (1965). Проблема авторегуляции в цитологии. III. Реактивное повышение устойчивости клеток к действию повреждающих агентов. Адаптация. Цитология, 7, 4 : 447—466. — Барабальчук К. А. (1969). Реакция термолабильных и термостабильных функций растительной клетки на действие тепловой закалки. Цитология, 11, 8 : 1021—1032. — Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Кикнадзе Г. С. (1960). Флуоресцентно-микроскопическое исследование хлорофилла в листьях *Campanula persicifolia* L. при различных повреждающих воздействиях. Цитология, 2, 2 : 144—152. — Куркова Е. Б. (1966). Влияние предпосевного закаливания растений против засухи на устойчивость структуры и активность митохондрий. Автореф. диссерт. — Лютова М. И. (1958). Изучение фотосинтеза на клетках с экспериментально повышенной устойчивостью. Бот. журн., 43, 2 : 283—287. — Лютова М. И. (1962). Влияние тепловой закалки на фотосинтез и дыхание листьев. Бот. журн., 47, 12 : 1761—1773. — Лютова М. И. (1963). Прочность связи хлорофилла с белком у растений с повышенной теплоустойчивостью. ДАН СССР, 149, 5 : 1206—1208. — Лютова М. И., И. М. Кислюк. (1967). Последействие нагревания и охлаждения листьев на фотосинтез и фотохимические реакции. Тез. докладов совещания: Фотосинтез и использование энергии солнечной радиации. Душанбе : 58—59. — Лютова М. И., И. М. Кислюк. (1971). Последействие нагревания и охлаждения листьев на фотосинтез и фотохимические реакции. В сб.: Фотосинтез и превращение солнечной энергии. — Лютова М. И., И. М. Кислюк, О. Г. Агеева. (1970). Вопросы интерпретации результатов исследования действия температур на фотохимическую активность хлоропластов. В сб.: Методы исследования фотофосфорилирования: 167—181. — Никулина Г. Н. (1965). Обзор методов колориметрического определения фосфора по образованию «молибденовой сини». — Фельдман Н. Л. (1966). Повышение теплоустойчивости уреазы при тепловой закалке листьев. ДАН СССР, 167, 4 : 946—949. — Фельдман Н. Л., И. Е. Каменцева, К. Н. Юрашевская. (1966). Теплоустойчивость кислой фосфатазы в экстракте из листьев огурца и проростков пшеницы после тепловой закалки. Цитология, 86, 6 : 756—759. — Щербакова А. М. (1969). Регистрация экспериментального повышения теплоустойчивости растительных клеток с помощью тетразолиевого теста. Цитология, 11, 11 : 1467—1470. — Язкулыев А. (1970). Сезонные и суточные изменения теплоустойчивости клеток, фотосинтеза и водного дефицита листа *Aristida karelinii* (Trin. et Rupr.) Roshev. Бот. журн., 55, 7 : 938—946. — Alexandrov V. Ja., A. G. Lomagin, N. L. Feldman. (1970). The responsive increase in thermostability of plant cells. Protoplasma, 69 : 417—468. — Feldman N. L. (1968). The effect of heat hardening on the heat resistance of some plant leaves. Planta, 78 : 213—225. — Kinbacher E. J., Ch. J. Sullivan, H. R. Knull.

(1967). Thermal stability of malic dehydrogenase from heat hardened *Phaseolus acutifolius*. Crop Science, 7, 3—4 : 148—151. — Mortenson L. E. (1964). Purification and analysis of ferredoxin from *Clostridium pasteurianum*. Biochim. Biophys. Acta, 81, 1 : 71—77. — San Pietro A., H. M. Lang. (1958). Photosynthetic pyridine nucleotide reductase. Journ. Biol. Chem., 231, 1 : 211—229. — Sullivan Ch. J., E. J. Kinbacher. (1967). Thermal stability of fraction I protein from heat-hardened *Phaseolus acutifolius* Gray. Crop Science, 7, 5—6 : 241—244. — Tieszen L. L., I. A. Helgager. (1968). Genetic and physiological adaptation in the Hill reaction of *Deschampsia caespitosa*. Nature, 219, 5158 : 1066—1067.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 23 X 1970).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : [581.9 : 581.524.44 : 627.8] : (575)

Т. Таубаев. Флора и растительность водоемов Средней Азии и их использование в народном хозяйстве. Изд. «Фан» Узбекской ССР, Ташкент, 1970. 491 стр. с иллюстрациями и картами. Цена 3 р. 20 к.

K. V. DOBROKHOTOVA. *T. TAUBAEV.* THE FLORA AND VEGETATION OF MIDDLE ASIA WATER BODIES AND THEIR UTILIZATION IN PEOPLE'S ECONOMY. 1970

Выход в свет книги Т. Таубаева следовало бы считать своевременным, так как в последние годы работы такого рода в печати не появлялись. Однако при тщательном знакомстве с рецензируемым трудом возникает ряд возражений как по существу работы, так и по части ее оформления и способа использования литературных данных.

Прежде всего заглавие книги не соответствует ее содержанию. Автор очень широко трактует понятие «Средняя Азия». Даже если придерживаться районирования, принятого во «Флоре СССР», оз. Зайсан, которое описывает автор, относится к Западной Сибири.

Неясно, что подразумевается под термином «водоем». По А. Н. Липину (1950 г.), это «скопление воды, ограниченное сушей». Поэтому нельзя считать водоемами сазы и «орошаемые скалы», как указывает автор в табл. 1.

Оперируя терминами «растительность водоемов», «водно-болотная», «гигрофильная», «водная», «прибрежная растительность», автор вкладывает в них одно и то же содержание. Поэтому в списке видов, обнаруженных в водоемах Средней Азии (стр. 347), мы встречаем калистегию, черноголовку, подорожник, зюзник, осот и другие явные мезофиты наряду с рдестами, кувшинками и им подобными гидро- и гидатофитами.

«Прибрежная растительность», вопреки мнению Т. Таубаева, — не сухопутная, а водная растительность, поскольку прибрежная полоса — часть литорали водоема, всегда покрытая хотя бы незначительным слоем воды. Поэтому автору следовало бы сказать «береговая растительность».

Вызывает возражение определение, данное автором водно-болотным или гидрогигрофильным растениям (стр. 209); водные растения произрастают не в условиях длительного увлажнения, а в водной среде, что не одно и то же. Иногда они встречаются вне воды, на увлажненном субстрате, но это исключения. Нельзя согласиться с тем, что «все растения, которые могут нормально развиваться во влажной среде и могут найти в ней свой экологический оптимум, следует считать водными» и «эколого-биологические признаки этих растений при полевых исследованиях нетрудно заметить и определить принадлежность того или другого растения к водным или сухопутным».

Таубаев считает, что «водно-болотная растительность является самостоятельным типом, существующим в природе наряду с лесным, луговым и другими типами растительности» (стр. 210), и предлагает отделить ее от лугово-болотной. Это верно, но следует различать водную растительность и болотную. Тип водной растительности имеет право на существование, так как представители ее обладают специфическими особенностями, не свойственными луговому и другим типам растительности.

Для изучения водоемов автор предлагает типологическую схему (стр. 21), но в дальнейшем, при описании отдельных водоемов, он ее не придерживается и вообще нигде о ней не упоминает. Таким образом, схема оторвана от дальнейшего изложения и возникает вопрос: для чего она?

В самой схеме целый ряд неясностей. Например, ручьи и реки: 1 — ледникового и снегового питания, 2 — снегового питания, 3 — смешанного питания. Что означает «смешанного»?

Не может удовлетворить читателя глава III, где описаны экологические и биологические особенности лишь незначительного числа видов, выбранных, как видно, случайно. Во всяком случае выбор их ничем не оправдан. Есть много спорных данных и ошибок. Следовало бы знать, что «семя или зерновка тростника» — не одно и то же. В разделе этой главы «О способах распространения водно-болотных растений» непонятно, почему группа гидрохорных растений (водяной орех, кувшинка, роголистник) на стр. 51 отнесена к антропохорным, а тростник и рогозы из анемохоров также переведены в антропохоры (стр. 54). При характеристике групп выпало описание орнитохоров.

Из главы IV «Анализ флоры водоемов» ясно, что в основном автор имел дело с флорой и растительностью не собственно водоемов, а с береговой и даже лугово-болотной растительностью; число ее видов, по его данным (стр. 57), составляет 67% всех изученных растений, а гидро- и гидатофитов же всего 33%.

Табл. 2 мало что добавляет к познанию флоры водоемов, к тому же в ней имеются ошибки. Для марсилии не указано число видов, у зостеры отмечено два, а в списке один, у наядовых — пять видов, а следовало бы привести четыре, так как форма «распростертая» — это не вид; также у сусака надо было указать не три вида, а два. В этой же главе при выделении «флористических элементов» под № 1 значатся «космополиты — виды, ареалы которых выходят за пределы Голарктики», а в главе VII на стр. 202 указывается: «настоящих космополитов не существует и не может существовать». Что же такое «не настоящие космополиты»? Если автор отрицает космополитизм у растений, надо было дать свое название видам из 1-й группы.

Описывая эндемизм, Таубаев указывает эндемиков главным образом среди гигрофитов и мезофитов (лисохвост, лютик, мята, кровохлебка) и на этом основании делает вывод о высоком эндемизме водно-болотной флоры. Эндемиков же среди гидро- и гидатофитов очень мало. Таким образом, вывод этот ошибочен.

В главе V имеются очень неясные, плохо читаемые абзацы и спорные выводы. Так, по автору, «роды рдеста, лютика и водяного лютика достигли наибольшего разнообразия в горных условиях Средней Азии. Изучение представителей этих родов раскрывает картину их дифференциации на основе их третичного типа». Однако рдесты достигают наибольшего разнообразия в равнинных водоемах, последняя же фраза непонятна. Имеются следующие противоречия: на стр. 70 читаем — «водно-болотная флора сформировалась за счет местных растений и мигрантов из арктической зоны...». А на стр. 71 — «географический и экологический спектры водной флоры показывают прежде всего автохтонность ее формирования на территории Средней Азии».

Соображения по этому вопросу на стр. 72 изложены настолько тяжелым языком, что далеко не всегда сразу понятна мысль автора. Например: «В перерождении мигрантов главную роль играют гибридизационный процесс и направляющее воздействие условий среды на их организм»; «миграция — перерождение под влиянием гибридизационного процесса и условий среды — создание ареала своего распространения — вот основные жизненные свойства видов». «Водно-болотная растительность Средней Азии сформировалась и развивается главным образом в силу перерождения флоры на месте ее первоначального распространения путем образования целых серий видов от более общих предковых форм».

В главе VI описания отдельных водоемов производятся не по типологической схеме, а по бассейнам крупных рек, что вносит путаницу в классификацию водоемов. Характеристику равнинных водоемов бассейна р. Амударьи автор начинает с озер среднего течения, не указывая, к какому типу они относятся. Далее описываются озера низовьев, тоже без определения их типа, затем «сбросовые озера», снова «озера», потом авандельта и «эфемерные водоемы», которых нет в типологической схеме, и, наконец, — ирригационные каналы, которые в схеме называются «оросительными».

В разделе «Флора и растительность озера Зайсан» обращает на себя внимание недостаточное знакомство автора с гербарным материалом, касающимся этого интереснейшего водоема. В Институте ботаники АН Казахской ССР хранится обширный гербарий, в котором есть альдрованда и рдест зостеролистный, собранные в 1942 г. С. С. Печниковой. Таким образом, эти виды впервые обнаружены не автором книги, так же как и найденный в 1948 г. В. И. Доброхотовым рдест малайский — представитель дальневосточной флоры (а не сибирской, как указывает Таубаев). Эти находки описаны в I томе «Флоры Казахстана».

Глава VII содержит таблицу, изобилующую ошибками. В заголовке читаем «соленосность» вместо «соленость». Данные о нахождении того или иного вида в водоемах не соответствуют приведенным при описании отдельных водоемов. Для оз. Актуба в таблице указаны рдест гребенчатый, занихеллии болотная и стебельчатая и руппия, а при описании на стр. 107 — рдесты гребенчатый и крупноплодный и хара. Для оз. Амирабад указано 8 видов, а на стр. 97 — 13 видов растений. В описании оз. Андрей-Акбашлыкуль фигурируют роголистник и уруть, а в таблице их нет. В итоговых подсчетах нет буквально ни одной верной цифры, а роголистник именуется «крылатый». Что касается существа этой главы, то никакого представления о закономерностях распределения флоры она не дает, тем более что автор очень вольно обращается с установившимися терминами, вкладывая в них совершенно своеобразные понятия. На стр. 192 читаем: «прирусловые водоемы и водоемы верхней поймы бедны видами, а центральной поймы богаты

ими». На стр. 189: «Северные дельтовые водоемы низовьев Амударьи по видовому составу богаче южных. Там, особенно в водоемах центральной части поймы, распространены виды...». Дельтовые водоемы могут быть только в низовьях рек, кроме того, в дельте не выделяется пойма. Пойма реки делится на прирусловую, центральную и притеррасную, что известно даже студентам. На стр. 190 читаем: «в водоемах средней дельты минерализация воды не происходит. Однако в мелководных плесах и изолированных култуках ... засоленность воды нередкое явление». Култуки — это морские заливы, неотшнуровавшиеся от моря; они не могут быть изолированными и находятся не в средней дельте, а только в нижней ее части. Автор явно не в ладах с гидрологическими терминами.

В этом же разделе появляются списки видов растений по высотным поясам (чуль, адыр, тау, яйлау) без всякого объяснения их высотных границ.

Очень трудно составить представление о количественном соотношении видов водно-болотной флоры горных и равнинных водоемов. На стр. 194 написано: «в водоемах горной Ср. Азии в отличие от равнинных видовой состав беден»; особенно, подчеркивает автор, если рассматривать каждый водоем в отдельности. А дальше читаем: «однако если взять гигрофильную флору всех горных водоемов, то увидим ее богатство». Это подтверждается следующими данными: в равнинной части Амударьи обнаружено всего 76 видов, в горных водоемах Памира и Памиро-Алая — 145. А на стр. 199 автор сообщает, что в водоемах в с е г о бассейна Амударьи найдено 145 видов. Поскольку Памир и Памиро-Алай отнесены Таубаевым к бассейну Амударьи, следует, что во всем бассейне 241 вид. Видимо, такое богатство видов отмечается здесь за счет гигрофитов — кобрезии, осоки, лютиков, примул и горных мезофитов.

Список видов, распространенных только в одном высотном поясе (стр. 194), не соответствует действительности. Как далее пишет автор (стр. 197), «более 95% видов пояса адыр — общие с флорой водоемов пояса чуль», а «виды, широко распространенные в поясе тау, входят в пояс яйлау».

Все выводы о закономерностях распределения флоры водоемов и специфике растительности различных климатических зон построены на неправильном определении «флоры водоемов»; поэтому чрезвычайно трудно уяснить, идет ли речь о водной растительности или, как на стр. 199 при сравнении горных видов, о гигро- и мезофитах.

Говоря об азональности водной растительности, автор пишет: «водная растительность... проявляет тенденцию к азонально-интразональности», но «вся жизнь водной растительности Средней Азии носит на себе отпечаток зональности». Разобраться трудно!

На стр. 201 автор совершенно необоснованно высказывает мнение, что некоторые исследователи, в частности Е. П. Коровин, делали заключения в отношении азональности нередко без анализа географического распространения растений, не имея полных сведений о составе водно-болотной флоры.

Глава VIII, посвященная описанию формаций и ассоциаций, вызывает много возражений. Так, среди 12 биоэкологических групп не следовало выделять 7-ю группу, так как рдесты гребенчатый и крупноплодный — не типично солоноватоводные растения, они встречаются во всех пресных водоемах. А группы 11 и 12, с такими представителями, как клевер, череда, подорожник, не могут произрастать на литорали, всегда покрытой водой.

В типологической схеме растительности те же биоэкологические группы, которые здесь именуются уже «группами формаций». Характеристика основных формаций и ассоциаций изобилует таким количеством ошибок (и фактических и стилистических, и в названиях растений), что перечислить их просто невозможно.

Несколько слов по поводу термина «гидроботаника», который начинает употребляться все чаще. Нам он кажется правомерным, поскольку объектом исследования являются водоемы и водная растительность, тем более что и методика изучения водной растительности имеет свою специфику: взятие проб с глубины дночерпателем, определение процента покрытия при помощи решетки, определение прозрачности воды диском Секки и пр.

В главе о зарастании водоемов автор опять приводит новую типологию водоемов, ничем ее не обосновывая. Появляются прирусловые «озера-старицы», «озера центральных пойм» и «периферийные озера». Поясняя эти термины, автор пишет: «прирусловые озера широко распространены в долинах и дельтах почти всех рек». На стр. 263 читаем: «вся центральная пойма представляет собой район мощных разливов. Таковы в период паводков все дельтовые части наших крупных рек». Как пример озер «в поймах р. Или» приводятся озера Семизкуль и Баиз. Но это типичные дельтовые озера. Как видно, автор не представляет себе отчетливо разницу между поймой и дельтой. Ниже на этой же странице сказано: «в озерах центральных пойм растительность состоит из двух полос: погруженных растений, растений с плавающими листьями и полупогруженных». Значит, полос не две, а три?

В конце 285 страницы автор обещает дать схему развития и смен растительных сообществ, но перевертываем страницу и никакой схемы не обнаруживаем.

В главе X нет ничего нового. В систематическом списке вызывает удивление обилие видов, не имеющих отношения к водоемам. Для оправдания их включения в список делается оговорка «прибрежное». Зато некоторых видов, упомянутых в работе, в списке нет.

В заключение хочется обратить внимание на слишком вольное обращение с литературными источниками. К сожалению, кроме работ В. М. Катанской и автора рецензии, других источников у нас не оказалось. Приведу пример использования чужих данных без ссылок и кавычек. Так, например, вся страница 77 списана с небольшими изменениями из статьи В. М. Катанской «Водная растительность дельты Аму-Дарьи» (Труды лаборатории озероведения, т. VIII, 1959).

Совершенно так же Таубаев обращается с работами К. В. Доброхотовой («Ботаническая характеристика водоемов низовий дельты р. Или», Тр. Всесоюзного гидробиологического общества, т. IV, 1952, стр. 263; у Таубаева ей соответствует стр. 169). Можно и далее приводить примеры такого же использования текстов, таблиц (например, табл. 4), рисунков, фотографий без ссылок на авторов. В других случаях Таубаев дает описания водоемов, которые он сам не посетил, со ссылкой на исследователя, но недопустимо искажает описания, прибавляя по своему усмотрению виды растений, которые не были указаны, изменяя показатели солености воды и обилия зарегистрированных видов растений. Так это произошло при описании озер в дельте р. Или (стр. 172—173), которые сделаны по К. В. Доброхотовой.

Большим недостатком монографии следует считать очень небрежное отношение к списку использованной литературы. Часто в работе имеется ссылка на какую-нибудь работу, указан год издания, а в списке ее нет. Для многих источников неверно приведен год издания. Так, ссылаясь на работу Л. С. Берга, автор ставит то 1958 г., то 1938 г., а в списке — 1904 и 1908 гг.; при ссылке на работу В. С. Корниловой в таблице указаны годы 1951, 1953 и 1957, а в списке — 1950, 1952, 1953 и 1960. Попробуйте разобраться в таком хаосе. Многие источники не имеют прямого отношения к настоящей работе и приведены, очевидно, лишь для увеличения числа цитируемых статей.

Книга Т. Таубаева грешит большим количеством неотредактированных предложений, неправильных названий растений, имеет много противоречий и даже в полиграфическом отношении выполнена безграмотно.

Приведем несколько примеров: стр. 191 — «спорадическое распределение галлофильных форм»; стр. 279 — «группировки отличаются спорадичностью или мозаичностью»; стр. 208 — «аэренхима, характерная для водных экоморфов».

Обратимся к оформлению заголовков. Стр. 74 — «Флора и растительность водоемов бассейна р. Амударьи», а на стр. 124 просто «Сырдарьи», на стр. 137 — реки Талас, а на стр. 152 — р. Или и т. д. Тот же разнобой и в других заголовках. Нет единообразия в названиях соответствующих глав; для равнозначных разделов использован неодинаковый шрифт.

Все указанные недостатки, неряшливость в оформлении производят самое неблагоприятное впечатление. Вызывает недоумение, как могла Академия наук Узбекской ССР выпустить такую во всех отношениях недоброкачественную книгу.

К. В. Доброхотова.

г. Алма-Ата. (Получено 22 I 1971).

УДК 019.941 : 002.01 : 01 : 581.55

Bibliographia phytosociologica syntaxonomica.
Herausgegeben von R. Tüxen. Lief. 1. Bolboschoenetea maritimi. Lehre, J. Cramer, 1971 : 1 — 25.

(Синтаксономическая библиография фитосоциологии. Вып. 11, 1971)

D. V. LEBEDEV. (A REVIEW)

Райнхольд Тюксен — один из ведущих геоботаников ФРГ — хорошо известен не только своими специальными исследованиями, особенно растительных сообществ Центральной Европы. С его именем связан также ряд крупных начинаний, оказавших серьезное влияние на развитие международного сотрудничества в области фитоценологии. Укажем хотя бы на учреждение Международного общества геоботаников, на проведение ежегодных тематических международных симпозиумов с последующей публикацией их материалов, на создание международного журнала «Excerpta botanica. Sectio B. Sociologica». Этот журнал занимает совершенно особое место в системе библиографической периодики по биологии. Он не регистрирует текущую специальную литературу и не реферирует ее, а публикует ретроспективные библиографические указатели по различным проблемам геоботаники, а также региональные сводки, посвященные растительному покрову отдельных стран. Выпуски этого журнала имеют непреходящее справочное значение.

В настоящее время Р. Тюксен приступил к публикации нового фундаментального справочно-библиографического труда, первый (пробный) выпуск которого ле-

жит перед нами. В основу его положена огромная картотека, насчитывающая свыше 100 000 карточек и создававшаяся автором в течение почти 40 лет. В ней регистрировалась литература, в которой содержались описания отдельных фитоценонов[1] различного ранга или хотя бы упоминались последние. Естественно, что подобная картотека по самой сути дела не может быть исчерпывающей; тем не менее она даже и в не совсем совершенной форме представляет неоценимый источник библиографической информации. Вопрос о ее публикации был поставлен и поддержан на Международном геоботаническом симпозиуме в Тоденманне (1968 г.), после чего Тюксен получил дотацию от Немецкого исследовательского объединения (Deutsche Forschungsgemeinschaft) для завершения работы, а известное книгоиздательство И. Крамера взяло на себя выпуск в свет библиографии.

Библиография, хотя и охватывает по возможности всю мировую литературу, посвящена европейским фитоценонам и, как сказано в очень кратком авторском предисловии, напечатанном на второй странице обложки первого выпуска, должна послужить одной из основ «Введения в растительные сообщества Европы», публикация которого запланирована Международным обществом геоботаников.

Издание будет выходить выпусками, каждый из которых отводится определенному классу фитоценозов. Перечень этих классов в алфавитном порядке (от Adiantetea до Zosteretea) помещен на четвертой странице обложки. Он насчитывает 62 названия и не включает только те классы, которые объединяют «чисто тайнобрачные фитоценозы», употребляя терминологию самого Тюксена. По мере опубликования выпусков, посвященных тем или иным классам, названия последних будут отмечаться звездочками. В первом выпуске, естественно, звездочкой отмечено лишь одно название Bolboschoenetea maritimi.

Как же построен этот указатель? Первый выпуск, обработанный самим Р. Тюксеном вместе с двумя его сотрудниками (Х. Беттхер и К. Дирссен), позволяет получить достаточно ясное впечатление о начинающемся издании.

Собственно библиография помещена в самом конце выпуска (в данном случае она занимает немногим больше 9 страниц и насчитывает 367 названий). Библиографические описания расположены в алфавите авторов, а работы одного и того же автора — в хронологическом порядке. Сокращены они до предела. Для статей указываются фамилия автора и его инициалы, год публикации, название журнала или серийного издания, том и номер его. Заглавие статьи и страницы, на которых она напечатана, отсутствуют. Для книг указываются фамилия автора и его инициалы, год публикации, заглавие работы, место издания. В списке мы нашли очень мало советских работ, всего 9 названий (работы Г. И. Билыка, А. А. Гроссгейма, А. А. Колаковского, Н. А. Шостенко-Десятовой, М. С. Шалыта и «Растительность СССР», приведенная под фамилией Л. С. Берга!). Хронологические границы библиографии в данном случае — 1894—1970 гг. В разных выпусках они, конечно, будут различны.

Основная часть указателя — это перечень фитоценонов, входящих в состав класса и расположенных в нисходящем порядке (сначала порядки, затем союзы и, наконец, ассоциации), со ссылками на охарактеризованный уже список литературы. Как это неизбежно для всех работ подобного компилятивно-регистрационного типа, синонимика не сводится, а указывается лишь то название фитоценона, которое фигурирует в той или иной работе. А так как одно и то же название трактуется разными исследователями по-разному, оно может и в этой сводке приводиться несколько раз. Так, например, материалы по ассоциации Bolboschoenetum maritimi собраны в 10 «гнездах» — и с указанием автора данного названия, и года соответствующей публикации, и без таких указаний. В пределах каждого ранга фитоценонов названия расположены в алфавите.

Из фитоценонов более крупного ранга упоминается один порядок (Bolboschoenetalia maritima) и четыре союза (Bolboschoenion, Eco-Scirpion, Halo-Scirpion, Scirpion). Библиографические цитаты расположены также в алфавитном порядке. Они содержат фамилию автора, год публикации и, что очень важно, страницу, на которой идет речь о данном фитоценоне.

Несколько иначе цитируются работы при названиях ассоциаций. Прежде всего ссылки располагаются по странам (в соответствии с международными символами, принятыми для автомобильного транспорта!) и уже потом в алфавите авторов. При этом многие цитаты дополнительно сопровождаются буквенными аннотациями, отмечающими наличие в работе списков видов, таблиц, фотографий, указывающими на то, что автор выделяет субассоциации, приводит характерные или дифференциальные виды, дает лишь частичное описание фитоценоза и т. д. Буквы «n. n.» («nomen nudum») обозначают, что ассоциация в цитируемой публикации только упоминается.

Таким образом, при очень компактной форме указателя он содержит весьма обильную и ценную информацию и несомненно явится существенным пополнением того справочно-библиографического аппарата, которым располагают в настоящее время геоботаники. Сейчас, пожалуй, даже трудно представить себе, в решении

[1] Употребляемый в этой рецензии термин «фитоценон» предложен нами для общего обозначения единиц растительных сообществ любого ранга (аналог термина «таксон», применяемого в систематике растений). См.: Д. В. Лебедев, Ботанический журнал, 1970, 55, 9 : 1324—1326.

какого широкого круга вопросов теоретической и прикладной фитоценологии он окажется незаменимым пособием. Тот факт, что автором принята классификация Браун-Бланке, нам кажется, не послужит препятствием к использованию справочника советскими исследователями. Следует учитывать также, что знание последней становится все более необходимым по мере расширения международного сотрудничества ботаников.

Автор надеется завершить свою работу в максимально сжатые сроки и обращается ко всем специалистам с просьбой прислать ему критические замечания и новые материалы. Они будут использованы при подготовке еще незавершенных выпусков основного издания и в тех дополнениях, публикация которых предусматривается уже теперь. Нет сомнения, что советские геоботаники будут заинтересованы в том, чтобы их достижения нашли наиболее полное отражение в труде Р. Тюксена.

Д. В. Лебедев.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 30 III 1971).

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (491.1)

Askel Löve. Jurtabók ad Íslenzk Ferdaflóra. Reykjavik, Almenna bókafélagio, 1970. **А. Лёве.** Экскурсионная флора Исландии, 1970, 428 стр., 532 рис. в тексте, 19 цветных изображений растений

A. I. TOLMATCHEV. *A. LÖVE.* EXCURSIONAL FLORA OF ICELAND. 1970

Флора Исландии в целом изучена хорошо. Проведена не только достаточно полная инвентаризация ее видового состава, выполнен кариосистематический анализ видов; распространение их изучено в такой степени, что характер размещения подавляющей части видов по поверхности острова выявлен с большой определенностью; известна и приуроченность каждого вида к определенным условиям местообитания. В одном из томов серии «Botany of Iceland» опубликована капитальная сводка Грентведа (J. Gröntved), посвященная папоротникообразным и семенным растениям Исландии. Новейшие исследования существенно дополнили данные этой сводки. В ряде работ освещены и вопросы расчленения классических «линнеевских» видов на таксоны более мелкие, трактуемые, однако (как это вошло в обиход, в частности у многих скандинавских авторов), как виды, наравне с исстари рассматриваемыми в этом ранге «широкообъемными» видами. Ряд интересных работ посвящен вопросам генезиса исландской флоры, ее новейшим (в геологическом смысле) связям. Но вместе с тем надо признать, что достаточно компактного, удобного обзора флоры Исландии, совмещающего полноту охвата систематического материала со сжатым изложением и в самом полном смысле слова современного, недоставало. Пробел этот восполняется рассматриваемой нами книгой, изданной в 1970 г. в Рейкьявике местным книжным издательством.

Рецензируемая книга представляет прежде всего определитель высших растений исландской флоры. Она рассчитана на широкий круг читателей — любителей природы, учителей и учащихся, прежде всего местных, сообразно с чем и издана на исландском языке. Своеобразие его существенно затрудняет понимание текста иностранцами, даже знакомыми в той или иной степени с основными скандинавскими языками. Но общепринятая в конспективных «Флорах» и определителях система изложения материала, построение ключей и описаний растений помогают ориентироваться в тех данных, усвоение которых нам необходимо. Естественной опорой при этом служит, разумеется, и общепринятая латинская номенклатура.

Наряду с функциями определителя рецензируемая книга может служить и пособием для изучения внешней морфологии цветковых растений в более широком плане. Это обеспечивается содержанием вводной главы, в которой дается представление о формах корня, стебля, листьев, соцветий, цветков и т. д., и поясняется смысл терминов, употребляемых в ключах для определения растений. Схематические изображения частей растений с определенными, диагностически важными чертами строения делают соответствующие объяснения особенно доходчивыми.

Вслед за вводной главой дан ключ для определения семейств растений. За ним следует собственно обзор флоры. В нем мы находим: названия семейств (латинские и исландские), ключи для определения родов (там, где объем семейства не исчерпывается одним родом), родовые названия (латинские и исландские), ключи для определения видов рода. Для каждого вида приводятся латинское (без синонимики и ссылок на источники) и исландское названия, сжатое (обычно 4—7 строк) описание, справка о диплоидном числе хромосом, сведения об условиях произрастания и о распространении в пределах Исландии (на основе схемы ботанико-географического районирования в конце вводной главы).

Написанная прежде всего как пособие для изучения растений книга А. Лёве — одного из лучших знатоков исландской флоры — представляет одновременно современный критический конспект флоры; этим определяется интерес к ней ботаника-иностранца.

Систематический состав флоры освещен в порядке, в своей основе соответствующем общеизвестной системе А. Энглера. Небольшим отступлением от нее является перестановка сем. *Empetraceae* в промежуток между *Vacciniaceae* и *Diapensiaceae*. Частичную модификацию системы представляет в ряде случаев более дробное рассмотрение семейств. Так, *Ranunculaceae* расчленены на *Ranunculaceae* s. str. и *Helleboraceae* (в Исландии *Caltha*+*Thalictrum*), *Caryophyllaceae* — на *Illecebraceae*, *Alsinaceae* и *Caryophyllaceae* s. str. (=*Silenoidae*), *Compositae* — на *Cichoriaceae* и *Asteraceae*, *Saxifragaceae* — на *Parnassiaceae*, *Grossulariaceae* и собственно *Saxifragaceae*, *Rosaceae* — на *Rosaceae* s. str. и *Malaceae*. Давно назревшая более дробная, чем традиционная, трактовка семейств папоротникообразных опирается на освещение соответствующих групп во «Flora europaea». При всей непривычности обновленной «сетки семейств» она вызывает сочувствие, поскольку, в частности, обычно принимаемый объем сем. *Polypodiaceae* явно не отвечает естественному стремлению флориста видеть в таксонах определенного ранга сопоставимые категории.

Предпочтение, отдаваемое автором дробной трактовке таксонов более высокого, чем вид, ранга, находит отражение и в рассмотрении родового состава флоры. Так, виды традиционного рода *Polygonum* распределены между четырьмя более узко понимаемыми родами, щавели — между тремя, горечавки — между пятью. Насколько этот подход к материалу целесообразен с практической точки зрения, поскольку речь идет не о монографической сводке, а об узкорегиональном обзоре — сомнительно. Но мы не оспариваем права автора выражать соответствующими построениями его точку зрения по данному вопросу.

При рассмотрении любой флоры существеннейшим является вопрос о трактовке категории species. Теоретические позиции автора в данной области не выглядят устойчивыми: в разных своих систематических работах он придерживается то широкой, то узкой трактовки вида. Применительно к рассмотрению флоры как целого вопрос, по-разному решаемый в специальных исследованиях систематиками, работающими с разными ограниченными группами растений, приобретает особую остроту. Если мы и признаем вообще, что объем вида представляет величину в какой-то степени непостоянную, имеющую свою особую специфику у разных групп организмов, то все-таки стремление рассматривать виды различных родов и семейств как величины сопоставимые друг с другом является для систематика-флориста естественным и неизбежным. И механическое рассмотрение в качестве видов всех описываемых специалистами под бинарными названиями форм существования растений создает для флориста большие принципиальные трудности (чаще всего это относится к популяциям; при возведении их в ранг вида представление о виде как системе популяций подменяется на практике формулой «вид=популяция»); мы не говорим уже о том, что такая трактовка видов становится трудно преодолимым барьером на пути изучения флоры кем-либо, кроме узкоспециализированного таксономиста, а это заслуживает особенного внимания со стороны составителей трудов типа определителей, адресуемых широкому кругу читателей.

Заслугой автора «Исландской флоры» является преодоление им несопоставимости видов отдельных родов (давно уже ставших объектами работы узкоспециализированных систематиков-«дробителей») с видами основной массы родов флоры на основе широкой трактовки категории species, в принципе единообразной для всех охватываемых «Флорой» групп растений. В трактовке Лёве, в исландской флоре насчитывается 3 вида *Alchemilla*, 3 вида *Taraxacum*, 11 видов *Hieracium* (включая 2, выделяемых автором в род *Pilosella*), и роды эти «ставятся на свое место» в составе флоры, а не возводятся чуть ли не в ранг количественно преобладающих компонентов флоры, что случается в некоторых сводных и обзорных трудах, в частности, посвященных районам северо-западной Европы. Правда, в ряде случаев автор поступил, быть может, слишком решительно. Так, приняв широкие рамки для вида *Alchemilla vulgaris* L., он подразделяет его вслед за тем на 6 подвидов, придавая при этом категории subspecies произвольное содержание, рассматривая как своего рода «маломасштабный» вид (его «подвиды» — не географические расы полиморфного вида, не замещающие виды-расы в рядах В. Л. Комарова и его последователей). На наш взгляд, этот шаг не оправдан, лучше бы было признать видовой ранг всех 6 видов манжеток типа *vulgaris* («определимость» которых вполне реальна). Или уже, если автор считает видовой ранг в данном случае принципиально неприемлемым, эти формы лучше рассматривать в ранге varietas.

Примером разумного «укрупнения» видов может служить трактовка в рецензируемой книге исландских форм полярного мака. Описанные в свое время самим же Лёве *Papaver islandicum*, *P. steindorssonianum* и *P. stefanssonii* низведены на положение разновидностей фарёрской расы мака — *P. relictum* (Lundstr.) Nordh. ssp. *faeroeënse* (Lundstr.) Löve. Мы не уверены, правда, в обоснованности «привязки» этой расы к норвежскому *P. relictum*. Но то, что речь идет о цикле близких форм, тяготеющих к фарёрскому маку и долженствующих рассматриваться как вид лишь в совокупности с ним, сомнений не вызывает. Хороший пример

решения частной систематической задачи в процессе приведения данных о видах целой флоры «к одному знаменателю»!

Пересмотр таксономического ранга многих форм, уточнение определений, дробность трактовки родов и т. д. порождают появление на страницах книги немалого количества непривычных номенклатурных комбинаций. Неналаженный учет этих комбинаций приводит иногда и к тому, что то или иное сочетание эпитетов преподносится нам как номенклатурная новинка, хотя оно и ранее встречалось в работах того или иного автора. Впрочем, мы вообще не склонны придавать большого значения тому, «кто первым сказал Э!»....

В трактовке Лёве флора Исландии насчитывает 516 видов дикорастущих сосудистых растений. В это число входит и некоторое количество растений заведомо заносных, но прочно натурализовавшихся и занявших определенное положение во флоре наряду с аборигенами. Распределение видов по семействам отражает «нормы соотношений», характерные для гипоарктических флор, и определенно говорит в пользу рассмотрения Исландии как части арктической (не бореальной!) флористической области. Наибольший удельный вес в составе флоры имеют сем. *Gramineae* и *Cyperaceae*, на долю которых приходится в общей сложности 23.5% видового состава флоры. За ними следуют *Compositae* (s. l.), *Cruciferae*, *Caryophyllaceae* (s. l.). Бросается в глаза характерное для океанических районов Голарктики относительное богатство флоры папоротникообразными. Значительная часть небогато представленного семейства бобовых — растения неаборигенные по происхождению.

Существенной составной частью рецензируемой «Флоры» являются сопровождающие текст иллюстрации. Мастерски исполненные госпожой Дагни Лид (Dagny Tande Lid) «портреты» всех 516 видов исландских растений (+ «подвидов» *Alchemilla*) не только дополняют текст, но представляют и самостоятельную ценность. Многие из этих рисунков могли бы быть рекомендованы для заимствования при иллюстрировании каких-либо трудов, посвященных северным флорам. Помимо основной серии рисунков имеются изображения 19 видов растений на помещенных в начале книги красочных таблицах. Часть этих изображений повторена на переплете книги. Мы отмечали уже значение схематических рисунков, поясняющих специальные выражения в описаниях растений и ключах для их определения.

В целом перед нами полезное пособие для изучения исландской флоры и интересная флористическая сводка, дающая в сжатой форме вполне современное представление о флоре Исландии. Думается, что книга нашла сочувственную встречу и у исландских читателей, которым она непосредственно адресована.

В заключение нельзя не отметить превосходное техническое оформление книги: очень четкий, мелкий шрифт, обеспечивший возможность «втиснуть» в книгу малого объема ее богатое содержание, не создавая излишней тесноты, в частности благодаря достаточным интервалам между строками. Размеры книги (20×12.5 см) вполне допускают ношение ее в полевой сумке, а при соответствующем покрое походного костюма — и в боковом кармане.

А. И. Толмачев.

Ленинградский государственный университет.

(Получено 6 I 1971).

ХРОНИКА

УДК 006.3 : [581.9+581.524.44] : (470.314+470.313)

КООРДИНАЦИОННОЕ СОВЕЩАНИЕ «ФЛОРА И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МЕЩЕРЫ»

(1—2 февраля 1971 г., Москва)

I. A. GUBANOV AND V. S. NOVICOV. COORDINATIONAL CONFERENCE «THE FLORA AND VEGETATION OF MESHERA» (FEBRUARY 1—2 1971, MOSCOW)

Мещерский край издавна привлекает внимание исследователей своеобразием своей природы. Немало работ посвящено и изучению растительного покрова Мещеры. Однако целостного, полного представления о флоре и растительности этого естественного региона, несмотря на обилие публикаций, составить до сих пор не удается. Это объясняется разобщенностью проводимых работ, их отрывочным, частным характером. Положение усугубляет и то обстоятельство, что территория Мещеры входит в 3 административные области (Владимирскую, Московскую и Рязанскую).

Ботанический сад Московского университета (МГУ) в 1968 г. начал исследование флоры и растительности Мещеры, имея в виду конечную цель — составление полной капитальной сводки о флоре территории Окско-Клязьминского междуречья. Учитывая масштабность начатой работы, с самого начала был взят курс на привлечение к ней больших научных сил. Не составило особых затруднений вовлечь в работу Мещерской экспедиции Ботанического сада сотрудников кафедры геоботаники и кафедры высших растений МГУ.

С целью дальнейшей консолидации научных исследований растительного покрова Мещеры Ботанический сад МГУ и секция ботаники Московского общества испытателей природы 1—2 февраля 1971 г. провели координационное совещание. В его работе приняли участие 49 человек, представлявших разные подразделения Московского университета, Лабораторию лесоведения АН СССР, Владимирский (ВПИ), Орехово-Зуевский (ОЗПИ) и Рязанский (РПИ) педагогические институты, Окский государственный заповедник и другие научные и педагогические учреждения.

Совещание открыл вступительным словом директор Ботанического сада МГУ В. Н. Тихомиров. Затем в течение двух дней было заслушано и обсуждено 16 научных и информационных докладов.

В докладе *В. Н. Тихомирова* (МГУ) были сформулированы задачи изучения растительного покрова Мещеры, обоснована необходимость и срочность этой работы, определена программа исследований, изложены основные принципы «Флоры Мещеры». Во «Флоре Мещеры», как работе регионального характера, основной акцент будет сделан на возможно более детальном описании распространения и условий обитания растений различных таксонов, в первую очередь видов, по возможности в сопоставлении с аналогичными сведениями для сопредельных территорий. «Флоре Мещеры» будет предшествовать составление «Конспекта флоры Рязанской Мещеры» как наименее изученной во флористическом отношении части района.

В. С. Новиков (МГУ) поделился опытом организации экспедиционных и камеральных работ по изучению флоры Окско-Клязьминского междуречья. Основные усилия экспедиции в 1968—1970 гг. были направлены на изучение рязанской части междуречья. Сочетая маршрутные и стационарные исследования, экспедиция к настоящему времени в основном завершила изучение левобережья Оки в пределах Рязанской области и охватила большую часть остальной территории междуречья. Изучены гербарные коллекции Москвы, Ленинграда, Владимира, Рязани. В ходе работы экспедицией собрано более 8 тысяч гербарных листов, при этом основное внимание уделяется гербаризации редких видов, а также видов, относящихся к трудным и критическим в систематическом плане родам (*Festuca*, *Carex*, *Juncus*, *Salix*, *Potentilla*, *Alchemilla*, *Euphrasia*, *Hieracium* и др.). В 1968—1969 гг. собрано более 50 видов мещерских растений для издания «Гербарии флоры СССР».

В коллективном докладе *В. Н. Тихомирова, И. А. Губанова, В. С. Новикова, Н. Н. Водолазской* и *Н. Б. Октябревой* (МГУ) изложены предварительные итоги трехлетнего изучения флоры Окско-Клязьминского междуречья. К настоящему времени удалось в основном выявить состав флоры района, вскрыть ее наиболее своеобразные особенности, наметить границы флористических подразделений региона. В ходе работы обнаружен целый ряд видов, новых как для отдельных областей, так и для всего Окско-Клязьминского междуречья. Впервые в Московской области найден *Filago minima* (Sm.) Pers.; для Владимирской области указано более 10 новых видов: *Sparganium gramineum* Georgi, *Carex aquatilis* Wahlb.. *Juncus macer* S. F. Gray, *Erucastrum armoracioides* (Czern.) Cruchet, *Alchemilla plicata* Buser, *A. heptagona* Juz., *Erigeron annuus* (L.) Pers. и другие, а для Рязанской более 20 — *Ophioglossum vulgatum* L., *Sieglingia decumbens* (L.) Bernh.. *Carex remota* L., *C. disticha* Huds., *Pyrola media* L., *Cuscuta campestris* Yuncker. *Alisma loeselii* Gorsky, *Kochia laniflora* (S. G. Gmel.) Borbas, *Alchemilla semilunaris* Alech. и др. Обнаружено множество новых местонахождений редких видов, особенно на территории Рязанской Мещеры. Обилие новых флористических находок объясняется прежде всего недостаточной изученностью района. Вместе с тем большой процент находок падает на роды, трудные для определения или недостаточно изученные. Кроме того, пришлось убедиться, что некоторые виды, считавшиеся редкими, на самом деле широко распространены. И наоборот, некоторые обычные растения в Мещере нечасты.

С большим интересом был выслушан доклад *Ю. М. Леонидова* (Владимирская обл.) о новых и редких растениях восточной части Меленковского района Владимирской области по его наблюдениям в 1940—1970 гг. Как известно, окрестности Меленок флористически тщательно изучены М. И. Назаровым. Тем интереснее сведения докладчика о новинках для этой территории. в том числе о таких редких видах, как *Huperzia selago* (L.) Bernh., *Najas minor* All., *Heleochloa schoenoides* (L.) Host, *Anemone nemorosa* L., *Corydalis intermedia* (L.) Merat, *Dentaria quinquefolia* Bieb., *Elatine hydropiper* L., *Senecio viscosus* L. и др.

В докладе *Т. Н. Михайловой* и *М. Н. Шилова* (ВПИ) была дана фитоценологическая характеристика зарослей *Trapa natans* L. s. l. в пойме р. Клязьмы. На основании обработки описаний 140 площадок установлено, что водяной орех в этом районе произрастает в составе 20 различных ассоциаций. Наиболее часты его сочетания с *Nuphar lutea* (L.) Sibth. et Sm., *Sagittaria sagittifolia* L., *Elodea canadensis* (L.) Rich., *Equisetum fluviatile* L. Отмечено, что в связи с развернувшимися луго-мелиоративными работами водяной орех в ряде водоемов исчезает.

Анализу изменчивости морфологических признаков *Betula pendula* Roth и *B. pubescens* Erhr. на мещерском материале был посвящен доклад *И. И. Русанович* (МГУ). Она показала, что, несмотря на очевидную самостоятельность этих видов, подтвержденную кариологически, различать их совсем непросто. Более того, диагностическая ценность многих признаков, привлекаемых для разграничения берез, при анализе достаточно большого материала становится неубедительной.

Доклад *Е. Б. Алексеева* (МГУ) содержал материалы систематического изучения узколистных овсяниц Мещеры. Здесь зарегистрировано 5 видов, легко различаемых по анатомическому строению листа: *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. s. l., *F. ovina* L. s. str., *F. rubra* L. s. l., *F. trachyphylla* (Hack.) Krajina, *F. valesiaca* Schleich. ex Gaud.

В докладе *Д. П. Гобелева, Е. Г. Гущиной* и *Е. Л. Жданкиной* (РПИ) содержались сведения об интересных находках в окрестностях пос. Солотчи Рязанской области. Наибольший интерес вызывают сборы *Alnus incana* (L.) Moench, *Silene chlorantha* (Willd.) Erhr., *Clematis recta* L., *Coronilla varia* L., *Asperugo procumbens* L., *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed., *Veronica incana* L., *Serratula coronata* L.. *Xanthium spinosum* L. и др.

Доклад *В. Н. Мины, А. Я. Орлова* и *Л. П. Рысина* (Лаборатория лесоведения АН СССР) был посвящен детальной характеристике сосновых лесов Мещерской низменности: их типологии, генезиса, экологии. Особенно интересные материалы сообщены докладчиками о зависимости типов леса от почвенно-грунтовых и гидрологических условий.

К. В. Киселева (МГУ) также посвятила свой доклад типологии сосновых лесов Московской Мещеры, но в отличие от предыдущего доклада сосредоточила внимание не столько на характеристике выделенных типов, сколько на сукцессиях. Вокруг вопроса о коренных типах лесов Мещеры и направлениях вековых смен типов леса на совещании развернулась дискуссия.

Второй доклад *Ю. М. Леонидова* был посвящен вопросу о восточной границе Мещеры как флористического района. По мнению докладчика, основанному на многолетних флористических изысканиях по географическому профилю от р. Оки через Меленковский район к р. Колпь, правильнее проводить восточную границу Мещеры как флористического района несколько восточнее среднего течения р. Колпи, вдоль среднего течения р. Унжи.

Л. И. Абрамова (МГУ) сделала доклад «Начальные стадии зарастания выработанных торфяников в пределах Московской Мещеры». Многолетние наблюдения автора позволили выявить характер сукцессий, роль экологических факторов и степень изменения среды сообществом в процессе формирования вторичной растительности на выработанных торфяниках. Флора выработанных торфяников, по под-

счетам Абрамовой, состоит из 243 видов, в том числе 203 видов сосудистых растений и 40 видов мхов.

О результатах поисков *Salvinia natans* (L.) All. в водоемах Владимирской области и изучении условий ее обитания в них сообщили *М. П. Шилов* и *Т. Н. Михайлова* (ВПИ). В течение 1967—1970 гг. они обнаружили сальвинию в 8 пойменных озерах Клязьмы и Оки.

Следующий доклад *М. П. Шилова* содержал характеристику двух любопытных сообществ, обнаруженных во Владимирской области: «белоусово-ландышевые сообщества» и «опушечные травянистые группировки с участием шляпочных грибов».

И. В. Иванова (ОЗПИ) сообщила о флористических наблюдениях в окрестностях г. Орехово-Зуево в 1956—1967 гг. В радиусе примерно 20 км от Орехово-Зуева зарегистрировано 520 видов, среди них много довольно редких, свойственных более южным районам. Приведен большой список заносных, но вполне натурализовавшихся близ железной дороги видов.

В заключение был заслушан доклад *Э. Б. Тюрюкановой* (Институт геохимии и аналитической химии АН СССР) о загрязнении растительного покрова Мещерской низменности продуктами распада радиоактивных веществ, главным образом цезием и стронцием. На многочисленных диаграммах и графиках было показано перераспределение этих продуктов на протяжении последних 5—10 лет.

Доклады вызвали оживленное обсуждение. Они были иллюстрированы выставкой гербарных образцов и цветными диапозитивами. Все выступившие единодушно отметили своевременность созыва совещания и необходимость регулярного обмена результатами исследований.

Совещание приняло следующее решение: «Заслушав и обсудив 16 докладов, освещавших различные аспекты исследования растительного покрова Окско-Клязьминского междуречья, совещание констатирует, что этот район продолжает оставаться недостаточно изученным в ботаническом отношении. Вместе с тем чрезвычайно быстрое хозяйственное освоение его требует решительной интенсификации ботанических работ.

Совещание постановляет:

1. Одобрить инициативу Ботанического сада МГУ по организации изучения флоры Мещеры. Отметить, что деятельность Мещерской экспедиции сада оказывает стимулирующее влияние на работу ботаников на местах.

2. Признать весьма своевременным и важным составление подробной «Флоры Мещеры» в соответствии с изложенной на совещании программой.

3. Просить Научный совет АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» включить в число исполнителей темы по изучению флоры Окско-Клязьминского междуречья Рязанский, Владимирский и Орехово-Зуевский педагогические институты наряду с Ботаническим садом МГУ и под его общим руководством.

4. Признать желательным проведение ежегодных координационных совещаний по изучению растительного покрова Мещеры. Выразить признательность Ботаническому саду МГУ и секции ботаники Московского общества испытателей природы (МОИП) за организацию настоящего совещания.

5. Просить президиум и секцию охраны природы МОИП созвать специальное совещание, посвященное вопросам охраны природы Мещеры.

И. А. Губанов и *В. С. Новиков*.

Московский государственный университет.

(Получено 30 III 1971).

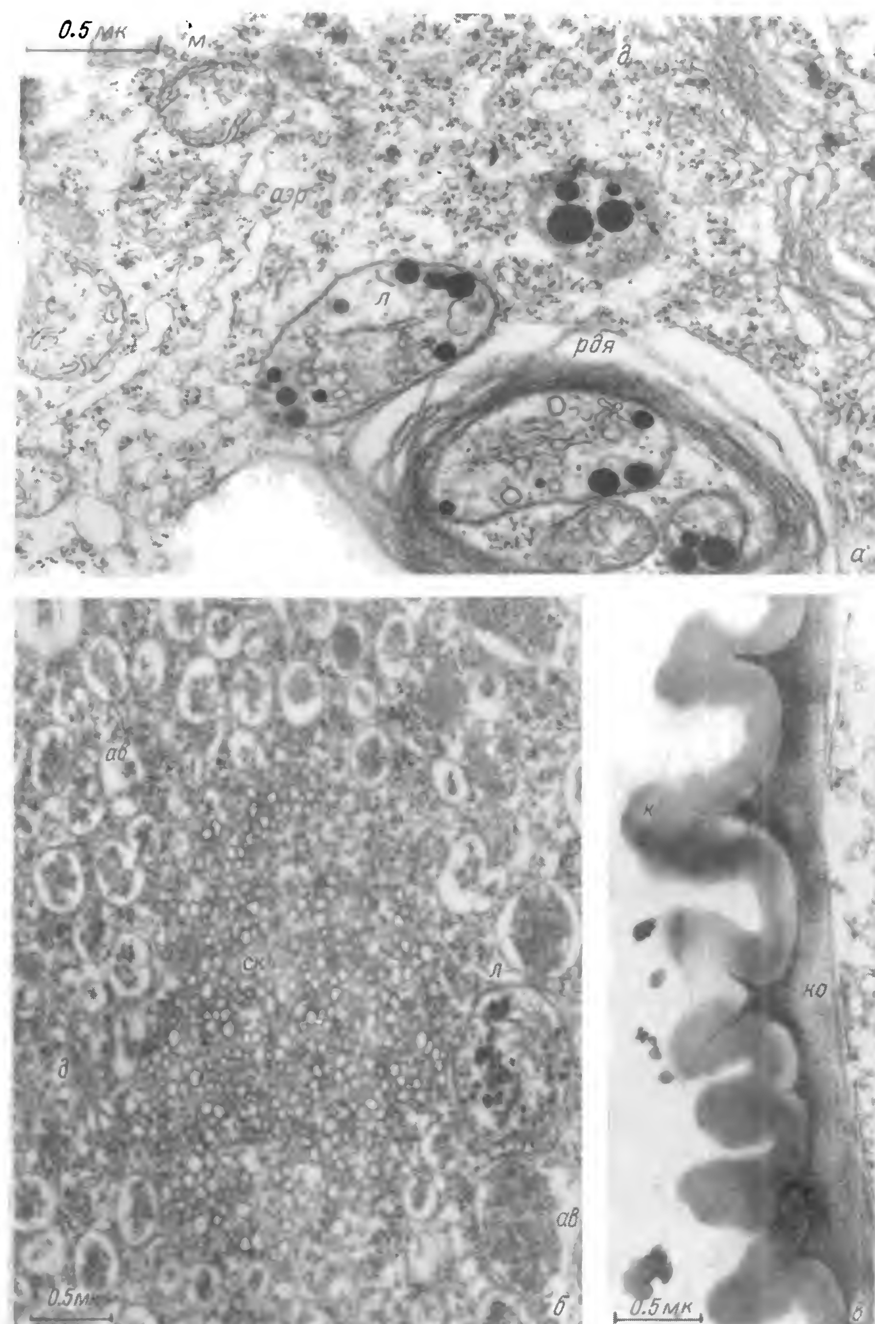


Таблица I

а и *б* — фрагменты клеток основной ткани нектарника *Ranunculus acris* L.; осмий, метакрилат; *в* — наружная стенка эпидермальной клетки нектарника *Philadelphus* sp.; осмий, метакрилат. Обозначения к таблицам I—V: *ав* — автолитическая вакуоля; *ам* — амилопласт; *вк* — вакуоля; *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулум; *д* — диктиосома; *к* — кутикула; *ко* — клеточная оболочка; *л* — лейкопласт; *лв* — липидное включение; *м* — митохондрия; *мк* — микротело; *мп* — «мембранный пузырек»; *пг* — пластоглобула; *рдя* — ретикулярное добавочное «ядро»; *ск* — скопление пузырьков, предположительно происходящих из диктиосом; *хр* — хромопласт; *цг* — цитосегресома; *эр* — эндоплазматический ретикулум; *яо* — ядерная оболочка.

1/2 11 Зак. 348

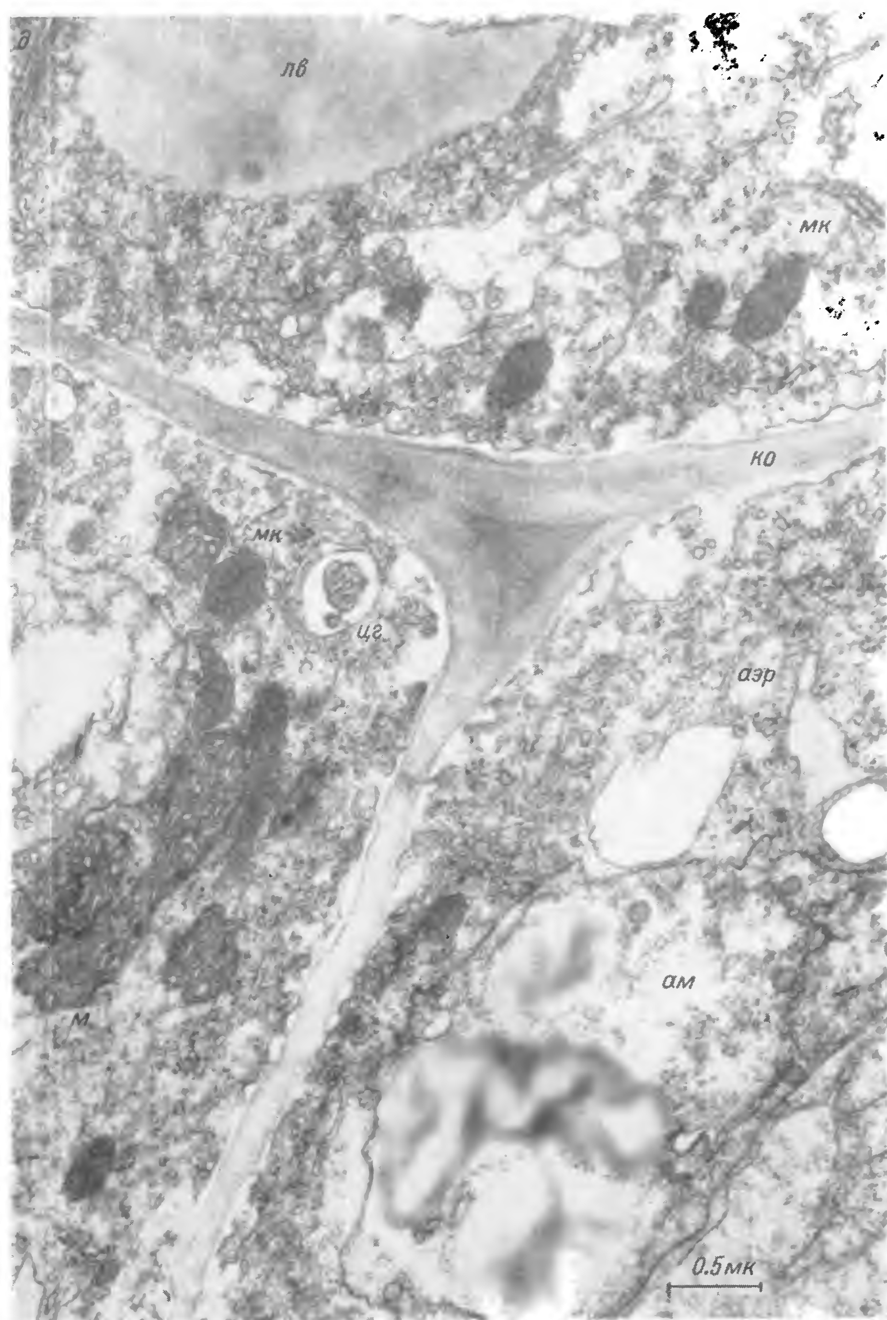


Таблица II

Фрагменты трех клеток нектарника *Philadelphus* sp. Осмий, метакрилат.

Обозначения те же, что на табл. I.

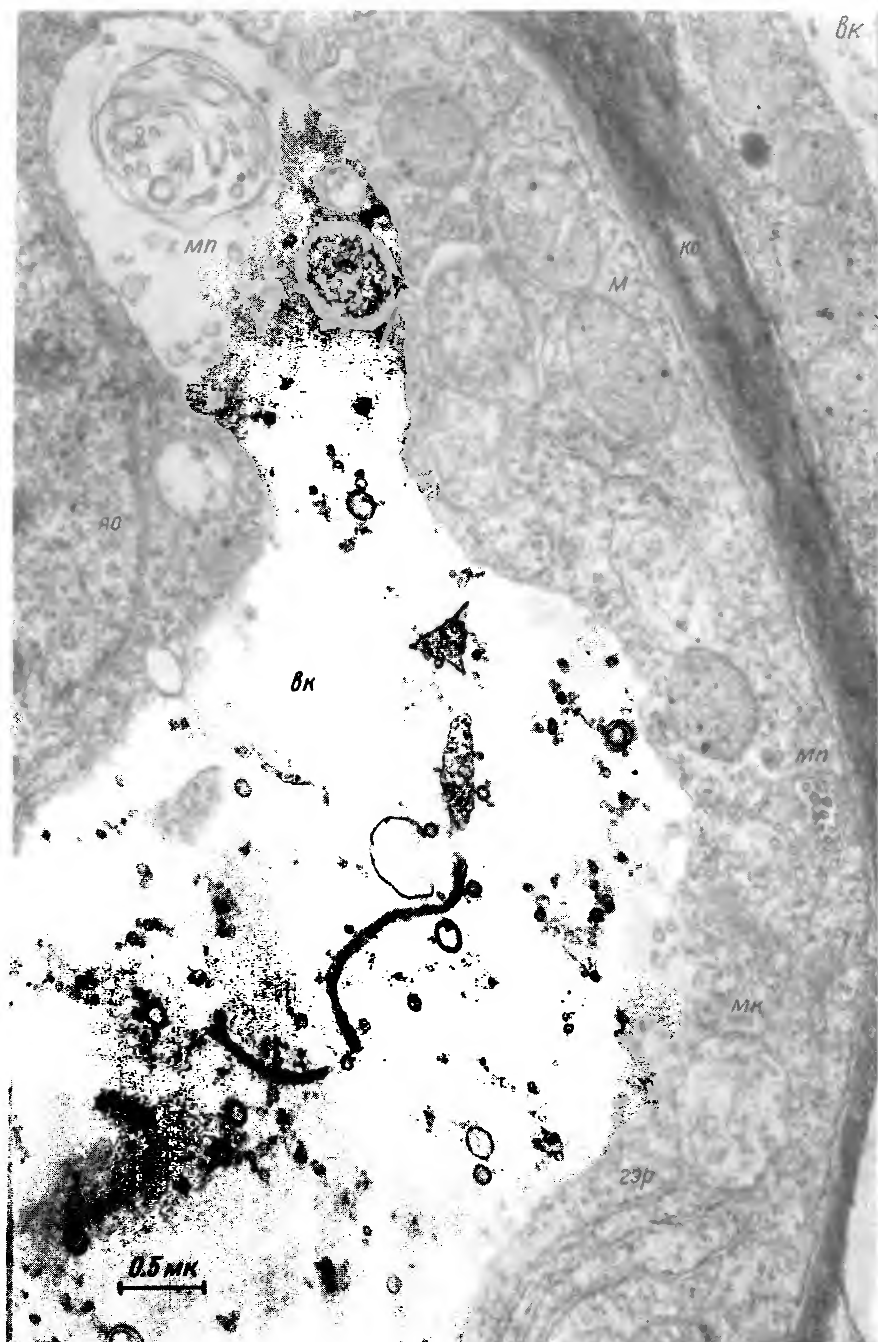


Таблица III

Клетка нектарника *Heracleum* sp. Глутаральдегид-осмий, эпон.

Стрелкой обозначено поступление цитосегресомы в вакуолю. Обозначения те же, что на табл. I.

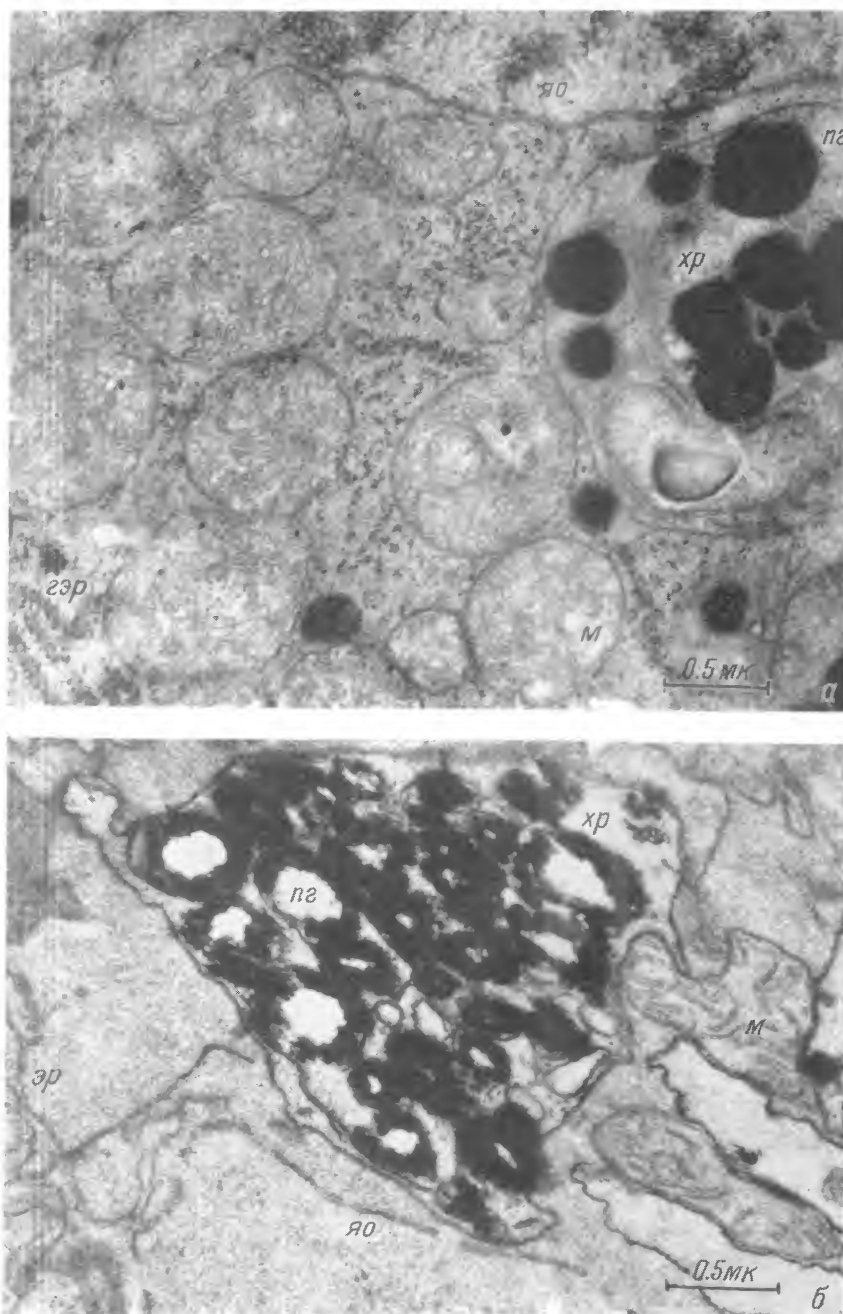


Таблица IV

Хромопласты и митохондрии в клетках нектарника *Convolvulus arvensis* L.

а — после фиксации глутаральдегидом-осмием; *б* — после фиксации перманганатом калия. Заливка в эпон. Обозначения те же, что на табл. I.

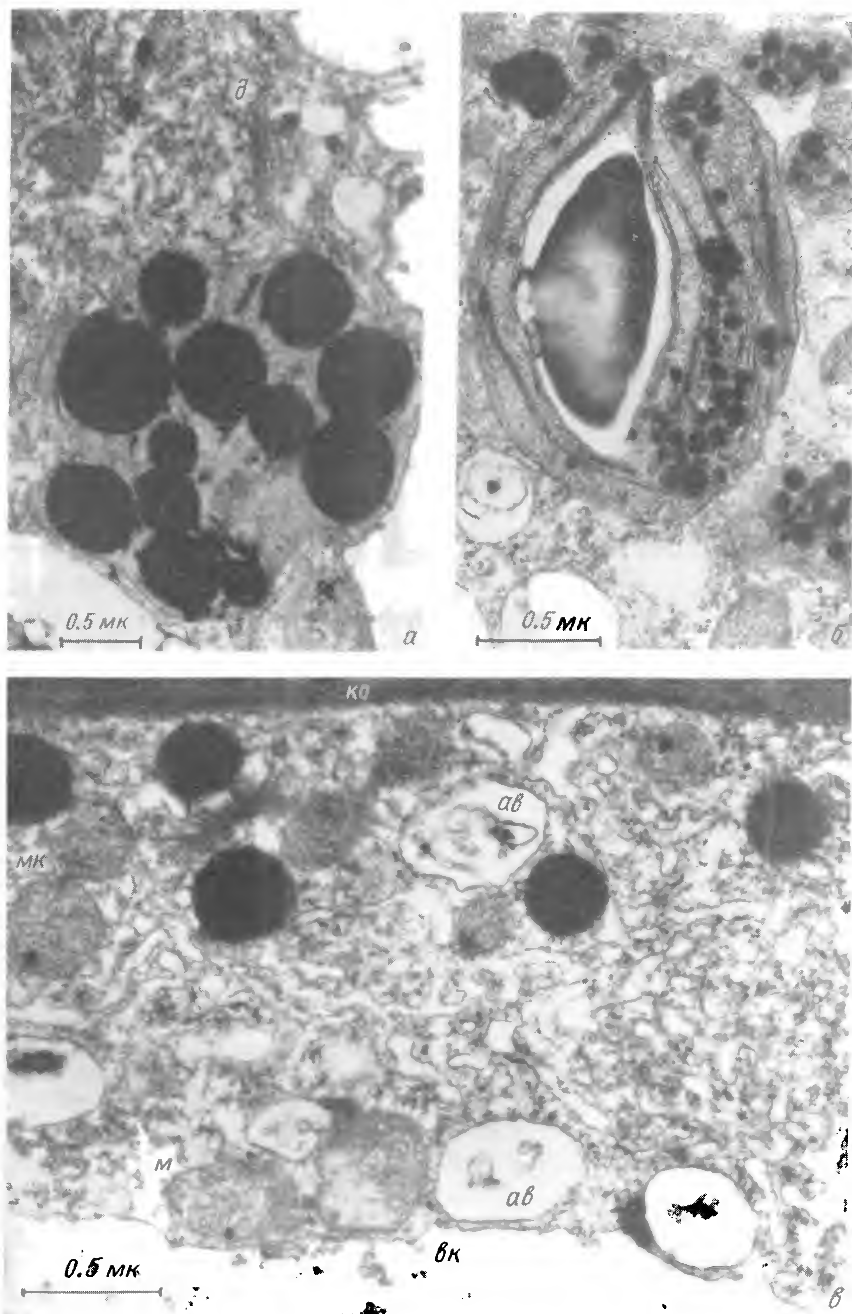


Таблица V

Фрагменты клеток нектарника *Lilium dahuricum* Ker-Gawl. Глутаральдегид-осмий, эпон.

а — хромопласт; *б* — хлоро-хромопласт; видны отпочковавшиеся мелкие пластиды; *в* — агранулярный ретикулум. Обозначения те же, что на табл. I.

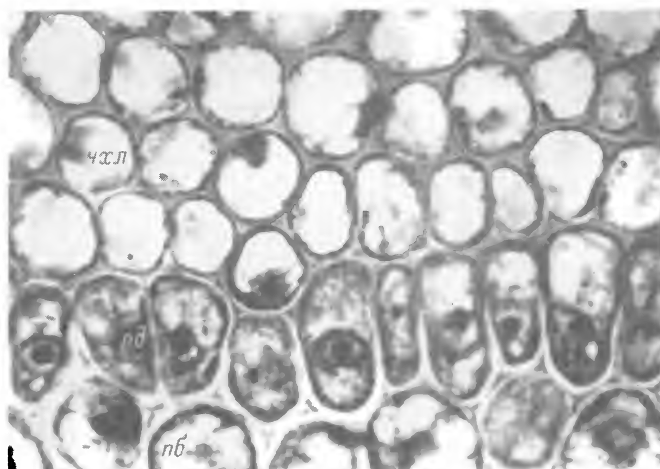


Рис. 1. Фрагмент среза корня однодневного проростка на уровне, изображенном на рис. 1, *2*.

чхл — чехлик, *пд* — протодерма, *пб* — периблема.

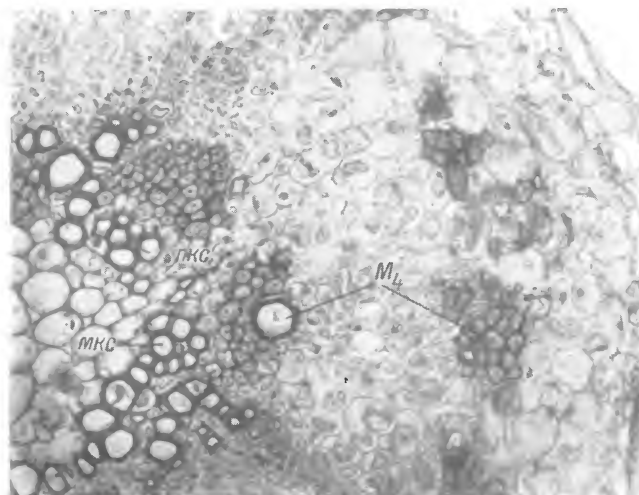


Рис. 3. Внедрение медианного пучка листового следа в стелу в средней части гипокотиля *Onobrychis echidna*.

пкс — протоксилема, *мкс* — метаксилема, M_4 — медианный пучок листового следа.

К ст. М. Ф. Даниловой и Е. П. Жоголевой, стр. 1308—1314

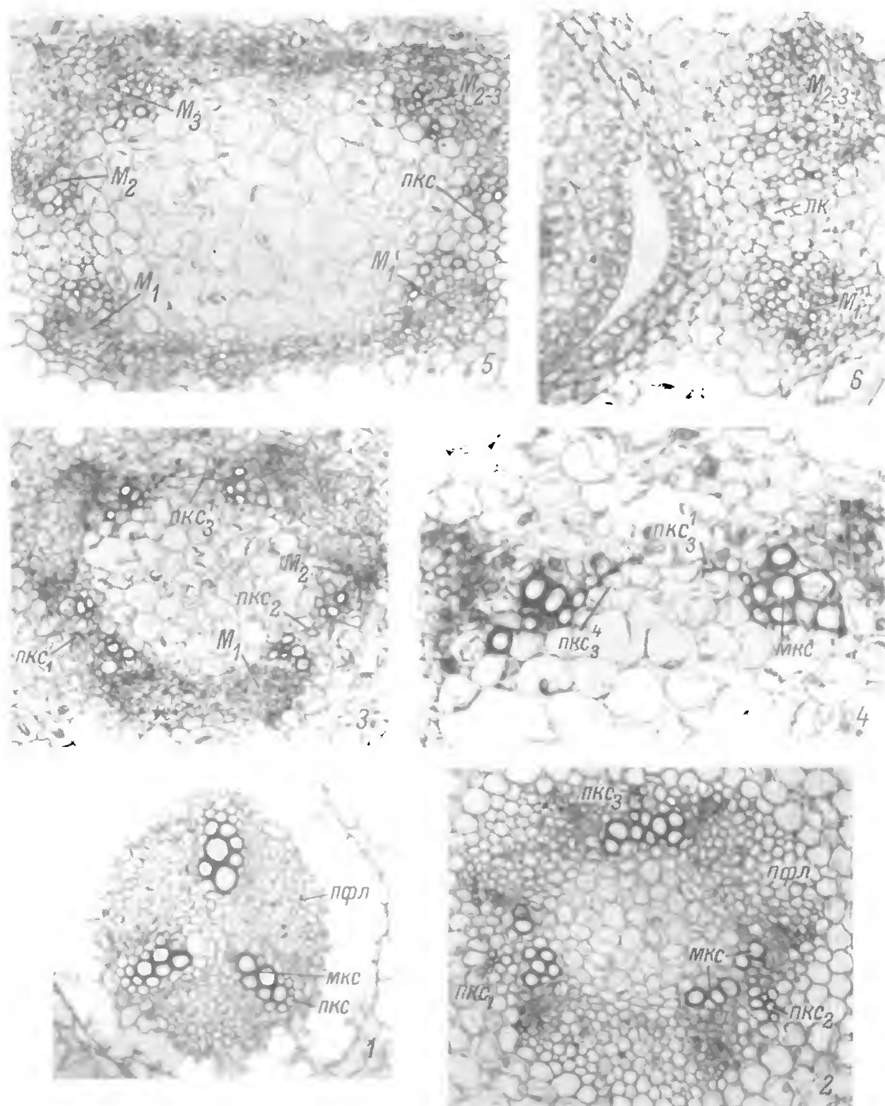
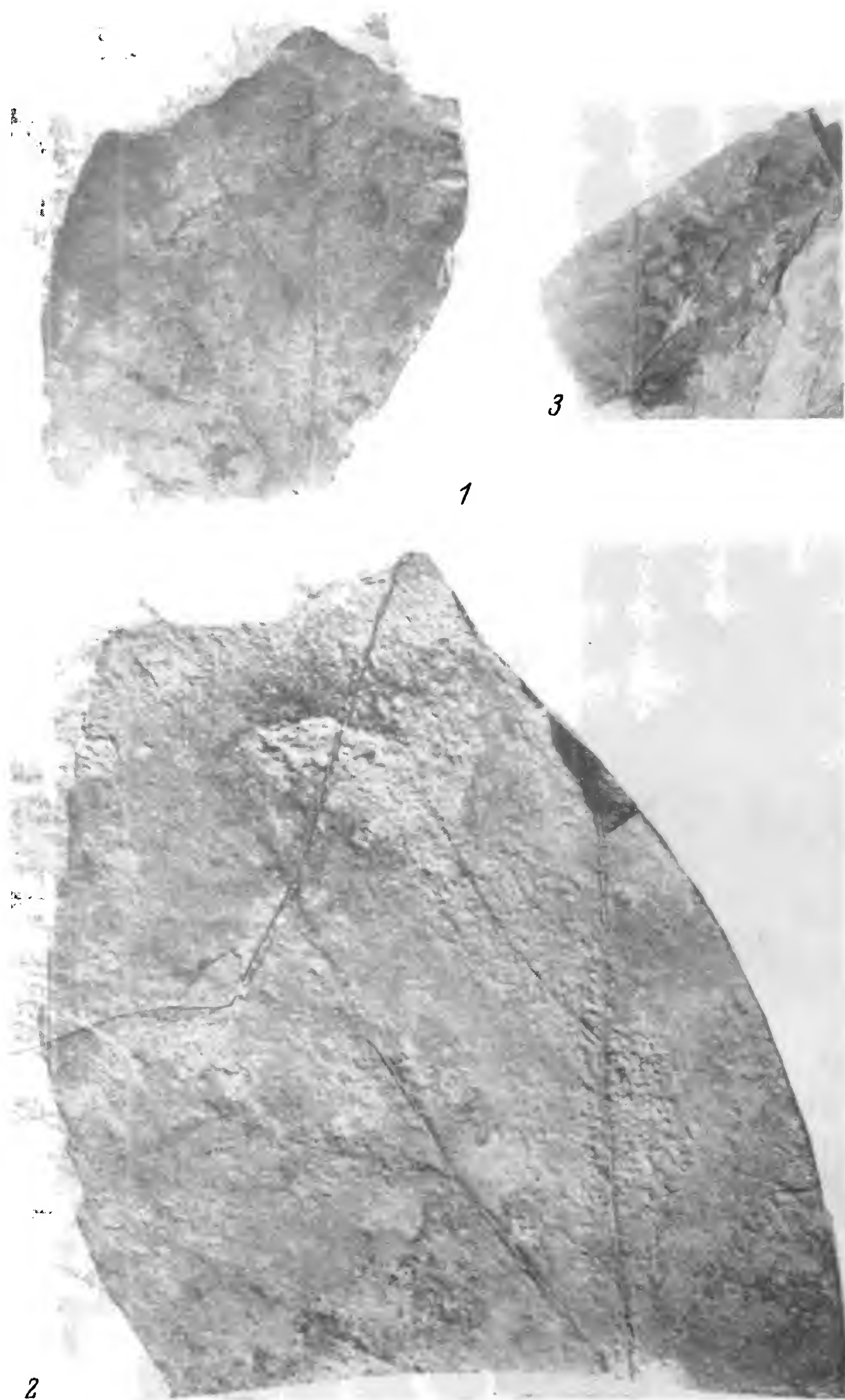


Таблица II

Фрагменты срезов корня (*1*), гипокотиля (*2—4*) и семядольного узла (*5—6*) трехдневных проростков *Onobrychis echidna*.

пкс$_1$, *пкс*$_2$, *пкс*$_3$ — группы протоксилемы, *пкс*$^1_3$ — ответвления межсемядольного тяжа протоксилемы, *мкс* — метаксилема, *пфл* — протофлоэма, M_1, M_2, M_3 — проводящие пучки медианной жилки семядоли, *лк* — лакуна на месте разрушенных трахеальных элементов протоксилемы.



Menispermum krassilovii, sp. n. Приморский край, бассейн р. Тадуши (верхний мел).

1 — голотип, экз. № 626/15, отпечаток почти полного листа (натур. вел.); *2* — экз. № 625/15, противоотпечаток, того же листа (увел. 2); *3* —экз. № 626/20, нижняя половина листа (натур. вел.).

СОДЕРЖАНИЕ

1 р. 50 к.

Индекс
70056

Vol. LVI

No. 9

September 1971

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY
OF THE U. S. S. R.

CONTENTS